

Beiträge zur Biologie der funktionellen Verhaltensdifferenzierung in Primatengruppen

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophischen Fakultät II der

UNIVERSITÄT ZÜRICH

von

UELI NAGEL

von Engishofen TG und Horgen ZH

begutachtet von den Herren
Prof. Dr. H. Kummer
Prof. Dr. H.-J. Hoffmann-Novotny

Zürich 1980

organisation kolb



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Beiträge zur Biologie der funktionellen Verhaltensdifferenzierung in Primatengruppen

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophischen Fakultät II der
UNIVERSITÄT ZÜRICH

von

UELI NAGEL

von Engishofen TG und Horgen ZH

begutachtet von den Herren
Prof. Dr. H. Kummer
Prof. Dr. H.-J. Hoffmann-Novotny

Zürich 1980

organisation kolb



INHALTSVERZEICHNIS

DANK	III
1. EINLEITUNG	
1.1 Allgemeine Problemstellung: Neuere Entwicklungen in der Primaten-Sozioökologie	1
1.2 Fragestellung und Methoden	7
1.3 Versuchstiere und Versuchsanlagen	8
1.4 Zusammenfassung	14
2. DAS ROLLENKONZEPT UND SEINE SYSTEMTHEORETISCHE WEITERENTWICKLUNG	
2.1 Herkunft und Verwendung des Rollenbegriffs in der Primatensoziologie	15
2.2 Die Primatengruppe als System	20
2.3 Systemtheoretische Begriffsbildung: Rolle, Oekosozialverhalten und triadisches Sozialverhalten	26
2.4 Zusammenfassung	33
3. EIN SYSTEMATISCHES INVENTAR DER GRUNDMUSTER DES OEKOSOZIALVERHALTENS	
3.1 Umfang und Systematisierungskriterien des Inventars	35
3.2 Ein Inventar der Grundmuster von Oekosozialinteraktionen von Primaten	46
3.3 Eine Matrix von theoretisch möglichen Oekosozialinteraktionen als heuristisches Instrument	69
3.4 Erweiterung des Minimalmodells der Oekosozialinteraktion	73
3.5 Zusammenfassung	77
4. OEKOSOZIALVERHALTEN IN DER BEZIEHUNG	
4.1 Dimensionen der Beziehungsbeschreibung	79
4.2 Differenzierung und Stabilisierung in der Beziehung	80
4.3 Einflüsse des Oekosozialverhaltens auf die soziale Beziehung	88
4.4 Zusammenfassung	105

5.	DIFFERENZIERUNG UND REGULATION DES OEKOSOZIAL- VERHALTENS IN DER GRUPPE	
5.1	Allgemeines zur Regulation	107
5.1.1	Ueberlegungen zu den Regulationsmechanismen	107
5.1.2	Mögliche Regelgrößen	113
5.1.3	Methoden zur Untersuchung der Regulation	117
5.2	Oekosozialverhalten gegenüber (erkannten) Gefahren, und Verhaltensbesonderheiten des Alpha-Männchens	119
5.2.1	Eigene Beobachtungen	119
5.2.2	Beobachtungen anderer Autoren und Diskussion	134
5.3	Oekosozialverhalten gegenüber unbekannten Objekten ("novel objects")	138
5.3.1	Eigene Beobachtungen	138
5.3.2	Beobachtungen anderer Autoren und Diskussion	152
5.4	Oekosozialverhalten gegenüber neuem Futter und gegenüber erschwert zugänglichem Futter ("Problemlösungs-Situationen")	153
5.4.1	Eigene Beobachtungen	153
5.4.2	Beobachtungen anderer Autoren und Diskussion	159
5.5	Diskussion der Regulationmechanismen	162
5.6	Zusammenfassung	168
6.	UEBERLEGUNGEN ZUR PHYLOGENESE	
6.1	Wie evoluiert Oekosozialverhalten ?	171
6.2	Rollendifferenzierung in Primaten- und Menschengruppen	185
6.3	Zusammenfassung	191
7.	ZUSAMMENFASSUNG	193
8.	SUMMARY	196
9.	LITERATURVERZEICHNIS	204

DANK

Herrn Prof. Dr. Hans Kummer danke ich für die Unterstützung meines ursprünglichen Thema-Vorschlags, wie auch der, nach unerwarteten Schwierigkeiten, daraus entstandenen Arbeit. Dank seinem grossen Einsatz wurde mir die Haltung einer Gruppe von Weisskehlmeerkatzen (Cercopithecus (mitis) albogularis) an der Universität Zürich ermöglicht; finanzielle Beiträge gewährten dazu in verdankenswerter Weise die "Julius Klaus-Stiftung, Zürich" und der "Zürcher Hochschulverein".

Die folgenden Leute haben mir, in verschiedenen Phasen der Arbeit, in der einen oder anderen Weise wertvolle Hilfe geleistet: Jean-Jacques Abegglen, Hansjörg Blankenhorn, Chasper Buchli, Jost Falett, Ruth Hinderling, Heidi Huber, Erwin Meier, Erich Minder, Hansueli Müller, Kurt Müller, Helen Müri, Jonas Nagel, Trudi Nagel, Peter Notter, Walter Pischl (Walter-Zoo, Gossau SG), Klaus Robin, Hans Sigg, Alexander Stolba, Peter N. Trösch, Dennis C. Turner, Esther Weber, Ruedi Wey. Ihnen allen danke ich herzlich.

1. EINLEITUNG

1.1 Allgemeine Problemstellung: Neuere Entwicklungen in der Primaten-Sozioökologie

In dieser Arbeit geht es um das Wie, Warum und Wozu von Verhaltensunterschieden, welche zwischen den Mitgliedern einer Primatengruppe bei der Futtersuche, der Feindabwehr, der Begegnung mit fremden Tieren oder unbekannten Objekten und in vielen anderen Situationen ihres Alltags auftreten. Da solche Verhaltensunterschiede ihre Verankerung in einer bestimmten Sozialstruktur oder Sozialorganisation der Gruppe haben, ist das Problem im grösseren Rahmen der Erforschung von Zusammenhängen zwischen Sozialorganisation und Oekologie bei Primaten (Primaten-Sozioökologie) zu sehen.

Traditionellerweise werden Oekologie und Sozialorganisation einer Primatengruppe getrennt untersucht. Die soziale Struktur wird beschrieben, einerseits indem die Gruppierungstendenzen der Tiere durch räumliche Masse erfasst werden, und andererseits indem der dyadische Austausch definierter Verhaltenselemente zwischen den Gruppenmitgliedern erfasst wird, durch zählen und messen, wer wem was wie oft, bzw. wie lange "tut". Auf diese Weise lassen sich die unterschiedlichen Interaktionshäufigkeiten aller Individuenpaare feststellen, und daraus deren Beziehungen sowie die Sozialstruktur der ganzen Gruppe ableiten. Im oekologischen Teil werden v.a. Leistungen der Gesamtgruppe untersucht wie diurnale und saisonale Aktivitätsverläufe, Länge des Tagesmarsches, Grösse und Nutzung des Heimgebietes sowie Fressverhalten und Futterspektrum; dazu kommt eine möglichst genaue Beschreibung des Lebensraums und der Lebensbedingungen.

Die Frage der ökologischen Einflüsse auf die Verhaltensdifferenzierungen in der Gruppe kann nun anhand der korrelativen Zusammenhänge zwischen der Sozialstruktur, den oekologischen Leistungen und den Lebensbedingungen untersucht werden, wie sie sich aus dem Vergleich möglichst vieler unterschiedlicher Gruppen ergeben. Auf diese Weise gelangte man Ende der sechziger Jahre zu

einer Anzahl vorläufiger Hypothesen über den allgemeinen adaptiven Wert bestimmter Sozialformen der Primaten, abgeleitet aus deren Zuordnung zu bestimmten Lebensraumtypen (Crook 1970a, Crook and Gartlan 1966, Eisenberg et al. 1972, Jolly 1972, Kummer 1968). Diese Art des Korrelierens wird manchmal als "habitat typing" bezeichnet. Entsprechend dem induktiven Vorgehen wurden diese Hypothesen aus einer beschränkten Stichprobe damals bekannter Populationen verallgemeinert; ihr Gütetest ist das Fehlen widersprechender Beispiele. Mit der Erweiterung der Stichprobe durch viele neue Feldstudien ist aber im Laufe der Jahre die Zahl der widersprechenden Beispiele gestiegen: fast alle diese "Verallgemeinerungen der ersten Stunde" haben sich nicht als Regeln mit Voraussagewert bewährt.

In den letzten Jahren wurde deshalb von mehreren Seiten her versucht, die Frage nach dem Zusammenhang zwischen Oekologie und Sozialorganisation von Primatengruppen neu zu stellen und zu differenzieren. Es lassen sich dabei vereinfacht drei hauptsächlichliche Entwicklungslinien unterscheiden.

Zum Einen werden vermehrt die populationsgenetischen, demographischen und protokulturellen Rahmenbedingungen und Beschränkungen für eine Umweltanpassung der Gruppenorganisation erkannt und untersucht (Altmann and Altmann 1979, Dittus 1975, Dunbar 1979, Rowell 1967b, 1979). Diese können für beträchtliche kurzfristige Schwankungen aller Parameter der sozialen Organisation verantwortlich sein. Im konkreten Einzelfall ist deshalb immer auch die Möglichkeit zu prüfen, dass eine lokal oder momentan nicht optimal angepasste Sozialorganisation beobachtet wird (z.B. Nagel 1973). Sichere Aussagen über den Zusammenhang zwischen Oekologie und Sozialorganisation sind im allgemeinen erst nach langjähriger Beobachtung einer lokalen Population möglich.

Zum Anderen ist die Frage der Adaptivität präziser gefasst worden, indem das Spektrum der zu korrelierenden oekologischen und sozialen Merkmale neu bestimmt und erweitert worden ist. Je nach dem Vorgehen, wie die wichtigen Variablen und ihre Beziehungen identifiziert werden, lassen sich dabei schwerpunktmässig eine induktive und eine deduktive Entwicklungslinie unterscheiden. Im Folgenden werden die neueren Entwicklungen für diese zwei Richtungen

kurz dargestellt und anschliessend wird die Stellung umrissen, welche die vorliegende Arbeit in diesem Gesamtrahmen einnehmen soll.

Auf dem induktiven Weg ergaben sich neue Einsichten durch detaillierte Vergleichsstudien von nahverwandten Primatenarten, die im gleichen Biotop wohnen. Bei einer ganzen Reihe baumlebender Artenpaare wurde so ein klarer Zusammenhang zwischen Futterwahl, "home range"-Grösse und Sozialorganisation gefunden: die Art mit grösserem Blätter-Anteil im Futter hat immer kleinere "home ranges" als die Art mit grösserem Anteil von Schösslingen und Früchten im Futter; diese kleinen Wohngebiete werden von kleinen Gruppen mit nur einem adulten Männchen und einem oder mehreren adulten Weibchen verteidigt, während in den grösseren Wohngebieten der Vergleichsart meist grössere Gruppen mit mehreren erwachsenen Männchen leben (Clutton-Brock 1974, Clutton-Brock and Harvey 1977 a, Hladik 1975, Hladik et Hladik 1972, Sussman 1974, Struhsaker and Leland 1979).

Mit der schnellen Vergrösserung der Zahl der Primatenarten, über die einigermaßen vergleichbare Feldbeobachtungen vorliegen, ist es möglich geworden, quantitativ die korrelativen Beziehungen einer Vielzahl biologisch relevanter Parameter in immer grösseren Artenstichproben zu untersuchen (Clutton-Brock and Harvey 1977 b, Jorde and Spuhler 1974, Milton and May 1976). Die Studie von Clutton-Brock and Harvey - mit einer Stichprobe von 100 Arten die bisher umfassendste Untersuchung - zeigt, dass zwischen dem Sozialorganisationstyp und dem "oekologischen Typ" der Lebensweise, bzw. des Lebensraums keine durchgehenden, einfachen Korrelationen bestehen. Recht klare Zusammenhänge ergeben sich aber zwischen dem Typ des Lebensraums (Arborealität, Futtertyp, Tag- vs. Nachtaktivität) und einerseits dem Körpergewicht, sowie anderseits der Populationsdichte, der Wohngebietgrösse und der Tagesroutenlänge; auch Unterschiede der Gruppengrösse lassen sich grossenteils durch eine Kombination obiger Faktoren erklären. Diese Untersuchungen ergeben wichtige Rahmeninformationen für ein energetisch fundiertes Verständnis der ökologischen Anpassungsleistungen der Primaten; sie zeigen auch wie wichtig eine detaillierte Erfassung der Futterwahl ist, damit die Nahrung nach dem Energiegehalt und nach dem raumzeitlichen Verteilungsmuster differenziert beurteilt werden kann.

Während hier also die Entwicklung aussagekräftiger ökologischer Masse im Vordergrund steht, ist gleichzeitig auch die Beschreibung der Sozialstruktur einer Gruppe - mit Parametern, die für sozioökologische Vergleiche geeignet sind - weiterentwickelt worden; auch dabei ist das Vorgehen induktiv. Als hauptsächlichste theoretische Neuerung ist das Rollen-Konzept aus der Sozialpsychologie und Soziologie übernommen und in modifizierter Form auf Primaten angewendet worden (vgl. Kapitel 2).

Für den deduktiven Weg der Hypothesenbildung schliesslich, die dritte Entwicklungslinie in der neueren Primaten-Sozioökologie, sind Impulse aus anderen Bereichen der Biologie, insbesondere aus der Populationsgenetik und Populationsökologie von Insekten und von Vögeln bestimmend gewesen. Für diese theoretischen Ansatz ist das Konzept der "optimalen Strategie" zentral. Als Strategie werden alternative Verhaltensabläufe bezeichnet, welche zu einem definierten Ziel führen (z.B. Hamilton et al 1967). Als Ziel wird in der neueren Evolutionsbiologie im allgemeinen die maximale Ausbreitung der Gene angenommen, deren Träger die Tiere sind (Williams 1966), für das Individuum entsprechend die Maximierung seiner "inclusive fitness" (Hamilton 1964) d.h. die Maximierung der Zahl der fortpflanzungsfähigen Tiere, welche in der nächsten Generation seine Gene tragen. Oft werden auch Strategien für untergeordnete Teilziele untersucht, wie maximaler Energiegewinn beim Fressen ("foraging" und "feeding" Strategien, MacArthur and Pianka 1966, Schoener 1971) oder möglichst grosse Zahl erfolgreicher Kopulationen ("mating strategies", Orians 1969). Dabei wird nicht impliziert, dass das Strategieziel von den Tieren bewusst angestrebt wird (wie dies unser Alltagsgebrauch des Strategiebegriffes nahelegt): die Steuerung kann allein nach den nicht-bewussten Programmen erfolgen, die durch Mutation und Selektion, sowie durch Versuch und Erfahrung etabliert und verändert werden. Bei diesem Vorgehen ist es also durch eine Kombination von darwinistischen Grundannahmen und "ökonomischen" Kosten-Nutzen-Ueberlegungen möglich, bei genügender Kenntnis der biologischen Rahmenbedingungen einer Tierart, spezifische, empirisch-prüfbare Hypothesen zum Verhalten herzuleiten, in günstigen Fällen sogar exakt durch eine Kosten-Nutzen-Analyse zu errechnen (vergleichbar dem Vorgehen von Ingenieuren oder Wirtschaftsplanern). Soweit optimale Verhaltensstrategien soziallebender Tiere auf diese Weise untersucht

werden, spricht man von einem "soziobiologischen Approach" seitdem E.O. Wilson's Monumentalwerk "Sociobiology - The New Synthesis" (1975) dieser Forschungsrichtung Namen, Publizität und öffentliche Kontroverse gebracht hat.

Als populationsgenetisch fundierter Kritiker der Soziobiologie macht Lewontin (1979) den schwachen Punkt aller Optimum-Strategie-Theorien deutlich: die Grundannahme, dass alle untersuchten Phänomene optimale Lösungen bestimmter erfassbarer Lebensprobleme als Resultat natürlicher Selektion darstellen, lässt sich in der Praxis im Einzelfall nicht eindeutig falsifizieren; für die Gegenannahme der Nicht-Adaptivität sind zwar mehrere Realisierungsmöglichkeiten bekannt, aber dazu gibt es keine ausgearbeiteten Modelle und Hypothesen (vgl. auch Lewontin 1978 und S. 2). Lewontin (1979) kritisiert also am "adaptionist program" - Vorgehen der Soziobiologen vor allem die Grundannahme, dass Fitnessmaximierung eine Evolutionsnotwendigkeit sei, weil diese unbewiesen und (im Einzelfall) unbeweisbar sei. Die letztere Aussage lässt sich aber noch allgemeiner fassen: eine deterministische Evolutionstheorie ist überhaupt unmöglich, bzw. unzulässig. Es ist wissenschaftstheoretisch begründet worden, dass es für komplexe Phänomene, insbesondere also biologische und soziale Phänomene, keine einfache allgemeine Theorie geben kann, mit der (eindeutig falsifizierbare) Voraussagen über einzelne Ereignisse oder Merkmale möglich sind; solche Voraussagen wären nur mit spezifizierten "ceteris paribus"-Annahmen möglich (Hayek 1972). Hingegen sind mit einer Theorie über Art und Auftreten allgemeiner Typen von Mustern (oder komplexen Phänomenen) Voraussagen möglich, die auf dieser allgemeinen Ebene (also nicht für den Einzelfall) falsifizierbar sind. "Darwins Theorie der Entwicklung durch natürliche Auslese ist wahrscheinlich die beste Illustration einer Theorie komplexer Phänomene, die von grossem Wert ist, obwohl sie lediglich ein allgemeines Muster beschreibt, dessen Einzelheiten wir nie einsetzen können" (Hayek 1972, p. 21).

In die Primatensozioökologie sind Optimum-Strategie-Modelle ohne Diskussion dieser methodologischen und epistemologischen Probleme übernommen worden. Nachdem führende soziobiologische Theoretiker wie Alexander, Hamilton, Maynard Smith, Trivers und Wilson (übrigens alle Insektenspezialisten) in ihre allgemeinen Ueberlegungen immer auch einige Primatenbeispiele einbezogen haben, ist in den letzten Jahren auch von Primatologen selbst eine ganze Reihe von theoretischen Arbeiten aus dieser Sicht erschienen (Altmann 1974, Bernstein 1976, Clutton-Brock and Harvey 1976, Crook 1972, Dunbar 1980, Goss-Custard, Dunbar and Aldrich-Blake 1972, Kummer 1978, Wrangham 1979). Diese Autoren zeigen als neuen Schwerpunkt für Korrelationsstudien die Untersuchung von Kosten und Nutzen bestimmter sozialer Verhaltensmerkmale des Einzelnen

und ihrer Abhängigkeit von den ökologischen Bedingungen. Bei Primaten müssen dabei eine Reihe spezifischer Probleme berücksichtigt werden (vgl. Kapitel 6); ein Hauptproblem ergibt sich aus der Tatsache, dass fast alle höheren Primaten (Simiae) den grössten Teil ihres Lebens in permanenten Gruppen verbringen. Die Entwicklung und Entfaltung ihrer Fitness-Strategien erfolgt also in einem Nexus langdauernder Sozialbeziehungen, wo Konflikte (wegen der unterschiedlichen "genetischen Interessen") unvermeidlich sind. Die Fitness-Chancen des Einzelnen entscheiden sich einerseits direkt durch seine Fortpflanzungsleistungen im reproduktiven Alter, anderseits aber in der alltäglichen Auseinandersetzung mit der Umwelt durch die funktionelle Verhaltensdifferenzierung zwischen den Gruppenmitgliedern.

Zusammenfassend halte ich, mit persönlicher Gewichtung, folgende Haupteinsichten der neueren Primaten-Sozioökologie fest. Einmal ist klargeworden, dass keine generellen Korrelationen zwischen Sozialorganisationstyp und Lebensraum gelten. Der Zusammenhang ist offenbar indirekt, indem einerseits Menge und Verteilung der Umweltfaktoren (in Kombination mit physiologischen und morphologischen Merkmalen, z.B. Körpergewicht) einen direkten bestimmenden Einfluss auf Populationsdichte, Gruppen- und Wohnraumgrösse ("ranging patterns") haben; diese ihrerseits ergeben dann (zusammen mit Variablen der Fortpflanzungsphysiologie) die Rahmenbedingungen dafür, welche Sozialorganisations-Typen adaptiv sind. Zum Zweiten hat sich die Einsicht durchgesetzt, dass nicht die Adaptivität der sozialen Organisation der Gruppe als Ganzes, sondern die Fitnessvor- und -nachteile einzelner Mitglieder mit ihrer spezifischen Lebensgeschichte in dieser Gruppe entscheidend sind für das Verständnis der Zusammenhänge zwischen Ökologie und Sozialorganisation.

Eine bestimmte Sozialstruktur erscheint also als Kompromiss widerstreitender Interessen der Mitglieder, als dasjenige Beziehungsnetz, welches den Mitgliedern unter den gegebenen Umweltbedingungen die bestmögliche - oder vielleicht auch nur die gerade noch akzeptable - Verhaltenskoordination und Verhaltensdifferenzierung im Alltag erlaubt. Die Untersuchung der Muster und der Dynamik dieser Verhaltensdifferenzierung und -koordination ist das Thema dieser Arbeit.

1.2 Fragestellung und Methoden

Ich beschränke mich in dieser Arbeit auf eine genaue und möglichst umfassende Beschreibung der Formen und der unmittelbaren Ursachen und Wirkungen des Verhaltens von Primaten bei ihrer gemeinsamen Auseinandersetzung mit der Umwelt. Als Ausgangspunkt zur Untersuchung dieses Problems eignet sich das Rollenkonzept, das ich in einem systemtheoretischen Rahmen weiterentwickle und verallgemeinere. Das Vorgehen ist im allgemeinen induktiv, wobei eigene Beobachtungen (an Weisskehlmeerkatzen, siehe Kap. 1.3) durch die mir zugänglichen Beobachtungen anderer Autoren zu diesem Thema bei anderen katarrhinen Primaten ergänzt werden. Wo es möglich erscheint, werden systematische Zusammenhänge dargestellt, und auch spezifische Hypothesen formuliert, welche durch experimentelle Umweltveränderungen testbar sind. Es ist aber kein Ziel dieser Arbeit, generelle Optimum-Strategie-Modelle im Sinne soziobiologischer Theoriebildung zu entwerfen, um daraus Voraussagen über spezifische Verhaltensmuster abzuleiten; die diesbezüglichen methodologischen und epistemologischen Einwände sind im vorangehenden Abschnitt kurz formuliert worden (vgl. auch Kap. 6.1).

Bei der Behandlung des Themas gehe ich von der einfachsten Grundsituation aus: zwei Gruppenmitglieder sind zusammen verschiedenen Umweltbedingungen ausgesetzt. Es lassen sich nun folgende Fragen stellen: Welche gegenseitigen Verhaltensbeeinflussungen sind in jeder definierten Umweltsituation möglich, und wie weit geht die gegen-oder einseitige Kontrolle über das Verhalten des Partners? Was für Formen der Verhaltensdifferenzierung zwischen den zwei Tieren entstehen daraus? Wie werden die verschiedenen Formen der kurzfristigen Verhaltensdifferenzierung in einer (mittelfristig-stabilen) sozialen Beziehung integriert? Wie wirken sich Beziehungsveränderungen aus? Erweitert man die Zweiersituation zur Gruppensituation, so wächst die Zahl der Beziehungen, die Grundfragen bleiben die gleichen. Eine zusätzliche Frage ist: wie werden verschiedene Gruppenpositionen und damit verbundene, besondere Funktionen und Verhaltensweisen einzelner Tiere stabilisiert und reguliert?

Die Zielsetzung dieser Arbeit bringt es mit sich, dass ein Schwergewicht auf der Weiterentwicklung der Theorie liegt; begriffskritische Untersuchungen sowie Systematisierung und Neuordnung bereits vorliegender Beobachtungen nehmen einen wichtigen Platz neben dem Sammeln und Interpretieren eigener Beobachtungen ein. Nur ein kleiner Teil der aufgeworfenen Fragen und Hypothesen wurde auch durch eigene Beobachtungen und Experimente untersucht. Fragestellung und Methode dieser Versuche werden in den betreffenden Abschnitten geschildert.

1.3 Versuchstiere und Versuchsanlagen

Für meine Beobachtungen und Versuche hielt ich eine kleine Gruppe von Weisskehlmeerkatzen (Cercopithecus (mitis) albogularis) in einem grossen Zimmerkäfig an der Universität Zürich, Abt. Ethologie und Wildforschung.

Der Gemeinschaftskäfig (4,0 x 3,0 x 2,6 m) war in eine Zimmerecke gebaut, so dass nur Boden, Vorderwand und eine Seitenwand aus Maschendrahtgitter (auf einem Stahlrohr-Rahmen) bestand; nach den anderten Seiten hin bildeten Wände und Decke des Zimmers, durch einen glatten Kunststoffüberzug geschützt, den Abschluss (Abb. 1). Eine Zwischenwand - hinten aus Stahlblech als Sichtschranke, vorn aus Maschendrahtgitter - teilte den Käfigraum in eine hellere, rechte (R) Hälfte (gegen die Fensterfront des Zimmers) und eine dunklere, linke (L) Hälfte (neben der Zimmertür zum Flur); darin waren zwei, von aussen schliessbare Schiebetürchen (0,4 x 0,4 m) eingelassen (S1 und S2), die normalerweise offenstanden. An der Seitenwand zum Fenster hin waren ebenfalls zwei Schiebetürchen angebracht, wo aussen je eine wegnehmbare Transportboxe aus Aluminiumblech (T1 und T2) montiert war. Als "Möblierung" baute ich im Käfig ein Klettergerüst aus Holz, auf dem in halber Höhe vier Sitzbretter (0,25 x 2,0 m; B1-B4) angebracht wurden; durch die regelmässigen Einmeter-Abstände der "Kreuzungs"-Blöcke bildete das Holzgerüst eine dreidimensionale Masseinteilung des Käfigraumes (vgl. Abb. 1). Beobachtet wurde von einem leicht erhöhten Sitz aus, in 1,5 m Abstand vom Vorgitter, genau vor der Zwischenwand, so dass der Käfig (mit Ausnahme der hinteren Teile von T1 und T2) vollständig einsehbar war. Zeitweise wurde ein Ein-Weg-Schirm verwendet, als die Tiere durch den Beobachter etwas gestört schienen.

Die Meerkatzen der Gattung *Cercopithecus* sind typischerweise Bewohner der primären Regenwälder Afrikas. *Cercopithecus mitis* ist, nach *C. aethiops*, die Meerkatzenart mit der weitesten Verbreitung; verschiedene Unterarten leben

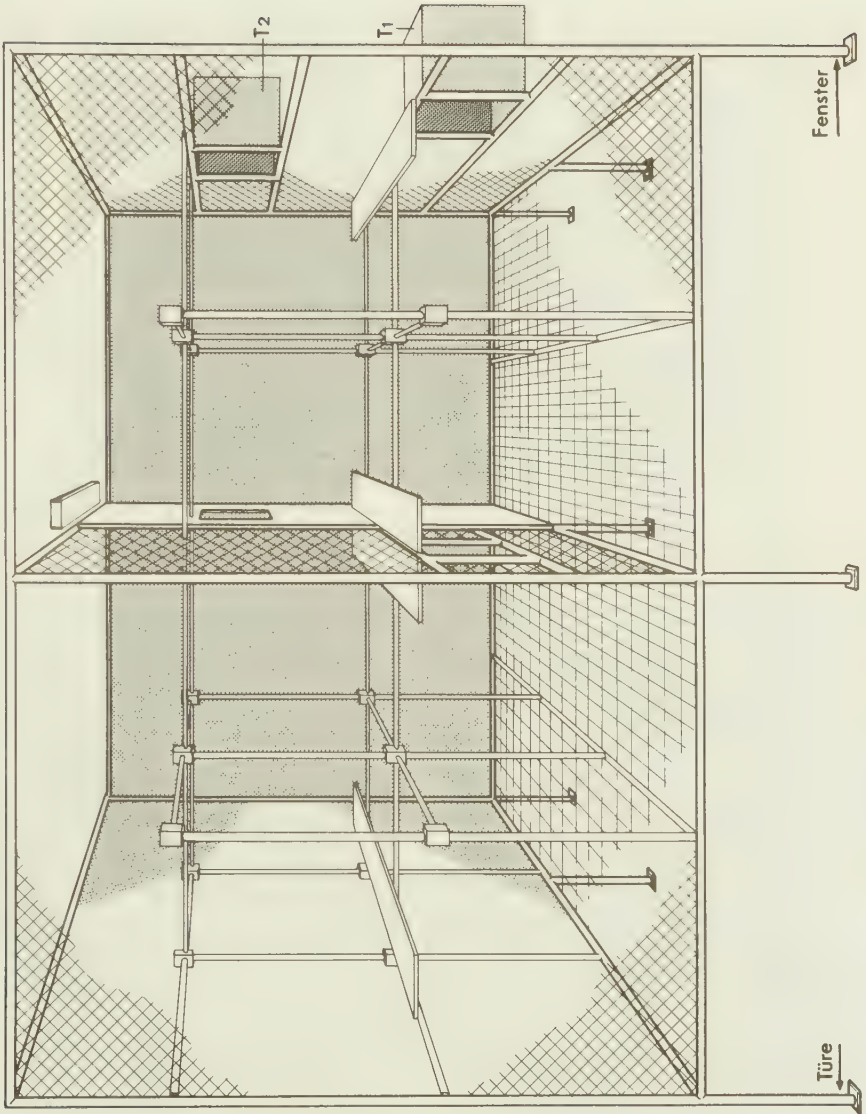


Abb. 1: Ansicht des Gemeinschaftskäfigs für eine Gruppe von Weisskehlmeerkatzen. (Erläuterungen zur Einrichtung im Text, S. 9).

von Westafrika über Zentralafrika bis zu den Küsten Ost- und Süd-Afrikas, wobei die östlichen und südlichen Unterarten viele "Inseln" von immergrünem Wald, weit ausserhalb des geschlossenen Regenwaldgürtels, besiedeln (Dorst et Dandelot 1970, Gartlan and Brain 1968, Kingdon 1971, Rahm 1970). Die in dieser Arbeit untersuchten Tiere (Abb. 2 und 3) stammten aus Tansania, gehören also zur östlich-südlichen Unterartengruppe C. (mitis) albobularis (englische Namen: Sykes' monkey, Samango), über die im Freiland noch keine intensive, längere Studie durchgeführt worden ist (kürzere Beobachtungen wurden gemacht von DeVos and Omar 1971, Gartlan and Brain 1968, Moreno-Black and Maples 1977, VanderZee and Skinner 1977). Hingegen liegen über die westliche Unterartengruppe C. (mitis) mitis (deutscher Name: Diademmeerkatze; englischer Name: Blue monkey) zwei detaillierte Feldstudien vor (Aldrich-Blake 1970, Rudran 1978) neben einigen kürzeren Teiluntersuchungen (Marler 1973, Mizuno et al. 1976, Schlichte 1975, Struhsaker 1978, Struhsaker and Leland 1979).

Weisskehlmeerkatzen bewohnen die mittleren Lagen der Baumkronen und kommen nur selten auf den Boden. In einigen Gebieten assoziieren sie sich häufig mit anderen sympatrischen Primatenarten, v.a. mit Cercopithecus ascanius, mit Cercocebus albigena und mit roten und schwarz-weißen Colobusaffen. Ihr Futter besteht hauptsächlich aus verschiedenen Früchten, dann aus Schösslingen, Blüten und reifen Blättern; auch (langsame oder versteckte) Invertebraten, selten Vogeleier (Oatley 1970) oder Vögel (Rudran 1978, Schlichte 1975) gehören im Freiland zur vollständigen Ernährung. C. mitis lebt normalerweise in stabilen, territorialen Ein-Mann-Gruppen, wie die meisten Meerkatzenarten; die Gruppenmitglieder können sich aber tagsüber recht weit zerstreuen, wobei sie akustischen Kontakt halten. (Weitere Angaben zur Sozialorganisation werden, soweit nötig, in den folgenden Kapiteln angeführt).

Bei der Haltung dieser Tiere in Gefangenschaft wurden die natürlichen Lebensbedingungen im Rahmen unserer Möglichkeiten berücksichtigt. Temperatur und Luftfeuchtigkeit wurden kontrolliert und schwankten nur zwischen 22° - 27°C sowie 40% - 60% rF. Helligkeit und Tageslänge schwankten mit den lokalen Aussenbedingungen, wobei im Winter am Tag künstlich beleuchtet wurde. Das Futter bestand aus einer Grundration von Affen-Pellets (NAFAG, No. 960) und einem breiten Zusatzangebot von Gemüse, Früchten, Nüssen, Körnern,



Abb. 2: Adulte Weisskehlmeerkatzen-Weibchen "Linda" (links) und "Samanga"; letztere stützt ihr zwei Wochen altes Kind "Maja" (vgl. Tab. I).
(Photo: K. Müller)



Abb. 3: Adultes Weisskehlmeerkatzen-Männchen "Leo" (vgl. Tab. I), links beim lauten "Alarmbellen" ("pyow"-loud call, vgl. S. II3).

Tabelle I:

Zusammensetzung der Weisskehlmeerkatzen-Gruppe

Name und Geschlecht (Reihenfolge nach dem Alter)	Alter ¹ und Gewicht (bei Beobachtungs- beginn) oder Ge- burtsdatum	Bemerkungen
Linda (♀)	altes Tier; wahrsch. ➤ 8 Jahre Gewicht: 5,7 kg	multipar; Mutter von Pablo, ev. Mutter von Chico. Am 14.8.74 von Leo getötet.
Leo (♂)	voll ausgewachsen; ➤ 6 Jahre Gewicht: 8,6 kg	Nach Tötung von Linda aus Gruppe genommen und noch rd. 4 Mte. einzeln, nur in Hörkontakt zur Gruppe, gehalten.
Samanga (♀)	noch nicht ganz ausgewachsen; ca. 3 1/2 Jahre Gewicht: 4,1 kg	wahrsch. nullipar bei der Ankunft; Mutter von Maja und Bambola
Susi (♀)	subadult; ca. 3 Jahre Gewicht: 3,4 kg	nullipar; starb 10 Mte. nach Ankunft an <u>Cysticercus</u> <u>tenuicollis</u> (Cysten, noch aus dem Freiland)
Chico (♂)	juvenil; ca. 2 1/2 Jahre Gewicht: 2,8 kg	ab 4-jährig in zunehmender Spannung mit Leo
Maja (♀)	* 24. 2. 73	Kind von Samanga und Leo
Pablo (♂)	* 17. 5. 73	Kind von Linda und Leo
Bambola (♀)	* 17. 6. 74	Kind von Samanga und Leo

¹ Die Altersschätzung erfolgte nach Aussehen, Gebiss, Grösse, Gewicht und Verhalten und durch Vergleich mit Angaben von Coelho (1974), Gautier (1975), Kingdon (1971) und Rowell (1971).

² Die Tragzeit von Cercopithecus (mitis) albogularis beträgt 140 Tage (Rowell 1970).

nach Saison variierend; dazu erhielten sie von Zeit zu Zeit frische, beblätterte Zweige (versch. Baumarten). Einige Versuche, Fleisch oder Eier zu geben, blieben ohne Erfolg; lebende Insekten konnten wegen dem offenen Käfigbodengitter nicht gefüttert werden. Die Tiere erhielten täglich frisches Wasser und tranken auch regelmässig, obwohl sie im Freiland ihren Wasserbedarf fast vollständig aus der Nahrung zu decken scheinen (Rudran 1978, VanderZee and Skinner 1977).

Angaben über die Gruppenzusammensetzung finden sich in Tab. I; die fünf zuerst aufgeführten Tiere sind Wildfänge aus Tansania, die ich über den Tierhandel bezog; über ihr genaues Alter und über ihre früheren Beziehungen ist deshalb nichts bekannt. (Aufgrund des beobachteten Verhaltens vermute ich, dass Linda, Susi und Chico aus der gleichen Freilandgruppe stammten, und dass ev. Linda die Mutter von Chico war). Nach ihrer Ankunft um Juli 1972 konnten die fünf Tiere im Verlauf von zwei Wochen durch stufenweise Zusammenführung, trotz verletzungsreicher Kämpfe, soweit aneinander gewöhnt werden, dass sie schliesslich eine integrierte Gruppe bildeten. Die Zusammensetzung entspricht einer natürlichen Ein-Mann-Gruppe; im Freiland sind die Gruppen allerdings im allgemeinen grösser (10-20 Tiere). Die Gruppe blieb (trotz ständigen Spannungen) während rund 2 Jahren zusammen; in dieser Zeit wurden drei Junge geboren, während ein subadultes Weibchen krankheitshalber starb (vgl. Tab. I). Erst als mit dem Heranwachsen des juvenilen Männchens Chico die Spannung in der Gruppe noch zunahm, was schliesslich zur Tötung von Linda führte, mussten die Tiere getrennt werden. Nachdem Leo in einen Zoo weitergegeben worden war, konnte in einem gesteuerten, schrittweisen Beziehungsveränderungsprozess eine neue Ein-Mann-Gruppe aufgebaut werden. Die Vorgänge bei der Uebernahme der -Position durch Chico und bei der Neukonstituierung der Gruppe werden im Rahmen der Untersuchungen zur Verhaltensregulation in der Gruppe (Kap. 5.2) dargestellt.

Die Möglichkeiten zum Experimentieren waren in verschiedener Hinsicht beschränkt. Da mir nur diese eine Affengruppe zur Verfügung stand, dienten die Tiere bei Experimenten als ihre eigene Vor- und Nach-Kontrolle. Räumlich war ich auf ein Zimmer beschränkt; darin waren neben dem Gruppenkäfig zwei optisch abgeschirmte Einzelkäfige untergebracht. Einzelne Tiere konnten so vorübergehend zwar aus der Gruppe herausgenommen werden, blieben aber doch akustisch im Zimmer "präsent". Entsprechend meiner Fragestellung wurden die Versuche alle im Gemeinschaftskäfig durchgeführt, meist lokalisiert in einem Halbkäfig, welcher damit zum "Arbeitsraum" wurde (die Verbindung zum "Ruheraum" durch die offenen Schiebetürchen blieb aber bestehen). Falls nötig, konnten bestimmte Tiere durch Schliessen dieser Schieber abgetrennt werden; ihr Einfluss auf das Geschehen im anderen Käfigteil war aber immer noch gross, da keine vollständige optische Trennung möglich war. Dies wirkte sich bei den Einzeldressuren als Vorbereitung zum Gruppendressurexperiment störend aus (vgl. Kap. 4.3 und 5.3.1). Durch diese räumlichen Bedingungen war eine systematische Untersuchung der funktionellen Verhaltensdifferenzierung im verschiedenen Zweierbeziehungen nicht möglich. Technische Beschränkungen bestanden insofern, als keine bestehenden Versuchsanlagen oder Testapparaturen benützt werden konnten. Alle nötigen Apparate und Installationen richtete

ich deshalb selbst her, was oft nur mit der dankenswerten Unterstützung meiner Arbeitskollegen möglich war; auch so ging es nicht ohne technische Pannen ab. Eine genaue Beschreibung der Versuchsbedingungen wird in den folgenden Kapiteln bei der jeweiligen Erwähnung von Versuchen und Test gegeben.

1.4 Zusammenfassung

Neuere Untersuchungen in der Primaten-Sozioökologie zeigen, dass die Sozialorganisation einer Art (oder Population) nicht direkt als Adaptation an einen Lebensraumtyp erklärt werden kann; einige allgemein gültige Korrelationen ergeben sich nur zwischen Lebensbedingungen und "ranging patterns" (teils incl. Gruppengröße), welche ihrerseits einen Rahmen für die Adaptivität der Sozialorganisation setzen. Erfolgsversprechender scheint es, die Adaptivität nicht primär für die Sozialorganisation als Ganzes, sondern für die individuellen "Lebens-Strategien" der Gruppenmitglieder zu beurteilen. Eine bestimmte Sozialstruktur erscheint so als Kompromiss widerstreitender Interessen der Gruppenmitglieder, als dasjenige Beziehungsnetz, welches den Mitglieder (unter gegebenen Umweltsbedingungen) optimale - oder auch nur gerade noch akzeptable - Formen des Zusammenhandelns in den alltäglichen Ueberlebensanforderungen ermöglicht. Die Untersuchung der Erscheinungsformen und der Dynamik dieser funktionellen Verhaltensdifferenzierung und -koordination unter Mitgliedern einer Primatengruppe ist das Thema dieser Arbeit. Dabei liegt das Schwergewicht auf der Weiterentwicklung der Theorie (begriffskritische Untersuchungen, Neuordnung vorliegender Beobachtungen, Aufzeigen von Wissenslücken), und nur zu einem kleinen Teil der aufgeworfenen Fragen und Hypothesen liegen eigene Beobachtungen an einer Gefangenschaftsgruppe von Weisskehlmeerkatzen (Cercopithecus (mitis) albobularis) vor. Haltungsbedingungen und -geschichte dieser Meerkatzengruppe werden kurz dargestellt.

2. DAS ROLLENKONZEPT UND SEINE SYSTEMTHEORETISCHE WEITERENTWICKLUNG

2.1 Herkunft und Verwendung des Rollenbegriffs in der Primatensoziologie

Bei der Beschreibung und Untersuchung funktioneller Aspekte der Verhaltensdifferenzierung und -koordination in Primatengruppen wird oft der Rollenbegriff verwendet: verschiedene Mitglieder einer Affengruppe werden charakterisiert durch die "Rolle(n)", die sie ausführen. Es scheint mir deshalb wichtig, die Möglichkeiten und Grenzen der Anwendung dieses Begriffs auf Primatenverhalten genau abzuklären. Der Begriff stammt ja aus dem menschlichen Sozialleben - ursprünglich aus der Theaterwelt - und er wird in der Umgangssprache mit einem bestimmten Bedeutungsumfang benutzt, dem wir bei seiner wissenschaftlichen Verwendung, nicht so leicht entinnen können; zu stark vom Alltagsgebrauch abweichende Begriffsdefinitionen bringen da oft nur Verwirrung und Doppeldeutigkeit statt der erhofften Klärung.

Es erstaunt deshalb nicht, dass der Begriff der "sozialen Rolle" in den menschlichen Sozialwissenschaften eine recht verwirrende Geschichte hatte. In den dreissiger Jahren in der amerikanischen Soziologie erstmals als wissenschaftlicher Begriff eingeführt (Mead 1934, Linton 1936), wurde er seither von vielen Autoren in Soziologie (z.B. Nadel 1957, Parsons 1951), Anthropologie (z.B. Plessner 1970), Sozialpsychologie (z.B. Sarbin 1954, Banton 1965), Gruppendynamik (z.B. Homans 1950, Slater 1955) und Psychoanalyse (z.B. Schindler 1957, Richter 1969) verwendet - leider häufig unscharf und mit unterschiedlichen Bedeutungen. Dreitzel (1972) zählt 6 unterscheidbare Bedeutungsverwendungen des Begriffs auf: 1) Rolle als grundlegender Faktor des Sozialisierungsprozesses, 2) Rolle als kulturelles Verhaltensmuster, 3) Rolle als soziale Norm, 4) Rolle als Kategorie tatsächlichen Verhaltens, 5) Rolle als aktiver Status und 6) Rolle als Indikator einer Gruppenzugehörigkeit. Hinzuzufügen wäre noch die Bedeutung, welche die philosophische Anthropologie dem Rollenbegriff gibt (Plessner 1970): Rolle als existentielle Verwirklichungsform der menschlichen Sozialität, Rollenspiel, auf der Basis der Ich-Identität, als spezifisch menschliche Form des Sozialkontaktes.

Aus dieser Vieldeutigkeit des Rollen-Begriffs hat sich immerhin heute in der Sozialpsychologie und Soziologie eine weitgehend akzeptierte Bedeutung herauskristallisiert, diejenige der Rolle als eines "Komplexes von normativen Verhaltenserwartungen", wie sie im deutschen Sprachbereich erstmals von Dahrendorf (1958) eingeführt worden ist. In der Definition von Hartley und Hartley (1955) finden wir diese Bedeutung in ihrer ganzen Spannweite ausformuliert: "(Die soziale Rolle ist)....die Gesamtheit aller Erwartungen, die sich auf die Aufgaben, das Benehmen, die Gesinnung, Werte und wechselseitigen Beziehungen einer Person richten, die eine spezifische Gruppenposition innehat und in der Gruppe eine bestimmte Funktion erfüllen muss."

Wenn nun das sozialwissenschaftliche Rollenkonzept auf nichtmenschliche Primaten angewendet werden soll, so muss es sich statt auf Wertungen, Einstellungen und Erwartungen auf beobachtbares Verhalten beziehen, bzw. auf dessen durch Beobachtung feststellbare Ursachen und Wirkungen. Ausserdem dürfen für das Erkennen und Aufführen von Rollenverhalten nur kognitive Leistungen von Affen vorausgesetzt werden, insbesondere also keine an die Sprachfähigkeit gebundene Denk- und Vorstellungsleistungen. Benedict (1969) hat von anthropologischer Seite her vorgeschlagen, das Rollenkonzept auch auf das Sozialverhalten von Tieren anzuwenden und hat in diesem Sinne seine Uebertragbarkeit diskutiert. Er fasst dabei den Begriff sehr weit, weitgehend als Synonym für normiertes, bzw. situationstypisches Verhalten; dieses wird als Resultat normativer Verhaltenserwartungen verstanden, wobei nicht darauf eingegangen wird, wie solche Erwartungen bei Tieren anhand des Verhaltens nachgewiesen und untersucht werden können (Dieses Problem soll uns im Kap. 4.2 noch beschäftigen). In vielen Punkten erscheint der Begriff so zusehr ausgeweitet, bleiben die Aussagen über "Rollen" von Tieren an der Oberfläche. Das wichtige Kriterium, dass ein Rollenträger eine bestimmte Funktion in der Gruppe erfüllt, wird nur beiläufig erwähnt und nicht auf seine Uebertragbarkeit auf Tiere untersucht.

Ein kurzer "historischer Abriss" wird uns nun zeigen, dass auch in der Primatensoziologie der Rollenbegriff in unterschiedlichen, teilweise widersprüchlichen Bedeutungen verwendet worden ist. Von den meisten Autoren – auch von vielen hier nicht genannten, die nur nebenbei etwas über Rollen der von ihnen beobachte-

ten Tiere schreiben - ist der Begriff ziemlich unkritisch übernommen und angewendet worden, ohne eine Diskussion der oben erwähnten Voraussetzungen für seine Verallgemeinerung. Bernstein führt in einer Serie von Publikationen (Bernstein 1964, 1966 a,b, Bernstein and Sharpe 1966) den Begriff erstmals ein, um damit Tätigkeiten des Alpha -o ("control animal") bei verschiedenen Affenarten zu bezeichnen, welche sich nicht mit dem gängigen Dominanzbegriff fassen lassen. Rolle wird dabei definiert als "consistent pattern of response shown by particular members of a society in a specified situation" (Bernstein 1966 a, p. 49), wird aber in drei verschiedenen Bedeutungen nebeneinander verwendet: einmal als "Verhaltensmuster" (s.Def.), dann als Synonym für "Funktion", schliesslich als "Attribut einer bestimmten Stellung des Tieres in der Gruppe". Aus der Fragestellung der durchgeführten Experimente wird klar, dass der Aspekt der überindividuellen Funktion für Bernstein entscheidend ist; der Rollenträger zeigt Verhalten, das für die ganze Gruppe lebenswichtig ist. Diese adaptive Bedeutung des Verhaltens einzelner Tiere für die ganze Gruppe ist auch für Gartlan (1968) zentral bei seiner Kritik am Dominanzkonzept; als umfassendere, besser geeignete Kategorie zur Beschreibung der Sozialstruktur freilebender Primaten schlägt er deshalb den Rollenbegriff vor. Er definiert den Begriff zwar nicht explizit, aber aus seinen Beispielen geht hervor, dass er ihn in derselben Weise wie Bernstein versteht, mit besonderer Betonung der adaptiven Funktion des Rollenverhaltens für die Gesamtgruppe.

Crook (1970 a,b) bezieht sich bei seiner Diskussion des Rollenkonzeptes auf Bernstein, Gartlan und auf Rowell (1966); alle drei hätten sich durch ihre Resultate gezwungen gesehen, das Dominanzkonzept als zu enges Erklärungsmodell zu sprengen und stattdessen die Rolle als "wider framework" zu benutzen. Er geht auch auf die Verwendung des Begriffs in der menschlichen Sozialwissenschaft ein, erwähnt die vorhandene Vieldeutigkeit und wählt für die Anwendung auf die Primaten die Bedeutung, welche Sarbin (1954/59) und Nadel (1957) dem Begriff geben: Rolle als beschreibende Kategorie für das Verhalten einer Person in einer bestimmten sozialen Position. Dadurch, dass er das wichtige, humansoziologische Kriterium der normativen Verhaltenserwartungen gar nicht erwähnt, erspart er sich eine Diskussion über dessen Verallgemeinerung. Crook betont besonders die Ablösbarkeit der Rolle vom Individuum, bzw. die Auswechselbarkeit

des Rollenträgers: "Roles arepigeon holes into which different monkeys may be fitted" (1970 a, p. 151). Der funktionelle Aspekt wird hier nicht besonders erwähnt. Auch Reynolds (1970) verwendet Rolle als beschreibende Kategorie: "monkey roles are statistically probable behaviors in a given interactional and ecological setting" (p. 450). Bramblett (1973) zitiert diese Definition von Reynolds, schreibt aber gleich anschliessend, er wolle Rollen als phylogenetische Adaptationen diskutieren, was eine starke Einengung der Reynolds'schen Definition bedeutet. Rowell (1974 a) bespricht die Rollen der adulten Männchen verschiedener Primatenarten als Attribut ihrer unterschiedlichen sozialen Stellung gegenüber den Weibchen, und bezeichnet das bei allen beobachtete Verteidigen der Weibchen und Jungtiere als "gemeinsames Rollenmerkmal". Fedigan (1972, 1976) schliesslich verwendet den Rollenbegriff rein deskriptiv zur Charakterisierung des Verhaltens von Tieren in verschiedenen sozialen Positionen in der Gruppe (erfasst durch Interaktionshäufigkeiten).

Es fällt bei diesem kurzen Ueberblick auf, dass immer wieder dieselben zwei Grundphänomene mit dem Rollenbegriff erfasst werden sollen: 1. Es gibt Verhaltensweisen, welche in jeder Primatengruppe nur von bestimmten Tieren gezeigt werden, und welche beim Ausfall dieser Tiere durch andere, in deren Position nachrückende Tiere übernommen werden. Solches Verhalten wird also wie "ablösbar vom Individuum" innerhalb der Gruppe reguliert und "regeneriert". 2. In vielen Primatengruppen hat das Verhalten einzelner Individuen eine überindividuelle Funktion für andere Tiere oder für die ganze Gruppe: ein Tier wirkt also als Funktionsträger, sozusagen als Gruppenorgan. Als Rollenkriterium wird teils nur das erste Phänomen, teils nur das zweite, teils die Kombination der beiden ins Auge gefasst.

Hinde hat (1974, p. 383 ff, 1978) eine ausführliche Diskussion und Kritik der verschiedenen Verwendungen des Rollenkonzepts in Human- und Primatensoziologie geleistet. Er anerkennt zwar den Wert des funktionell gefassten Rollenbegriffs für die vergleichende Untersuchung der Gruppenadaptivität bei soziallebenden Tieren, warnt aber gleichzeitig vor zwei missbräuchlichen Verwendungen des Begriffs: einer rein deskriptiven und einer kausalerklärenden. Wenn einfach deskriptiv die typischen Verhaltensweisen bestimmter Alters- und Geschlechts-

Klassen oder bestimmter Individuen als "Rollen" bezeichnet werden (wie bei Reynolds und Fedigan), so ist der Begriff synonym mit Verhalten und damit überflüssig. Wenn die kausale Analyse der sozialen Dynamik im Vordergrund steht, so bringt das Rollenkonzept bei nicht-menschlichen Primaten keine neuen Einsichten, ja es lenkt nur von den individuellen Aspekten des Verhaltens ab. Der kausale Aspekt wird vom Rollenbegriff nur soweit abgedeckt, als die Wirkungen des Verhaltens für andere Gruppenmitglieder bewusst sind, und als das bewusste Anstreben dieser Rollenfunktion als Motiv des Verhaltens gelten kann. Gerade dies kann man aber mit Sicherheit nur beim Menschen behaupten. Wenn "Rolle" ein sinnvolles Konzept für die Primatensoziologie sein soll - so fasst Hinde seine Begriffsklärung zusammen - "muss es reserviert bleiben für Kontexte, wo wir uns (1) mit Normen und Anweisungen (modes) für das Verhalten befassen statt damit, wie sich Individuen effektiv verhalten, und (2) wo wir uns mit den Auswirkungen des Verhaltens auf andere befassen statt mit den spezifischen Verhaltensmustern, welche zu diesen Auswirkungen führen" (1974, p. 389). Die "Ablösbarkeit" des Verhaltens vom Individuum im ersten, oben erwähnten Rollenkriterium bei Primaten wird durch Hinde's Forderung nach Konzentration auf die "Normen für das Verhalten" erfasst, die "überindividuelle Funktion" im zweiten, oben erwähnten Rollenkriterium durch die Beschränkung auf "Auswirkungen des Verhaltens auf andere".

Den zitierten Forderungen von Hinde kann ich mich anschließen; gleichzeitig möchte ich aber dazu zwei Ergänzungen anbringen. Zum Einen wirft die (von Hinde befürwortete) funktionelle Verwendung des Rollenbegriffs zur Untersuchung der Gruppenadaptivität ebenfalls verschiedene Probleme auf. Wenn Rollenverhalten anderen Gruppenmitgliedern oder der ganzen Gruppe Vorteile bringt, stellt sich die Frage, wie solches Verhalten selektioniert wird. Wenn diese Frage nicht ausdrücklich untersucht wird (z.B. Bernstein 1976, für die "control animal role"), führt die Betonung der Gruppenfunktion einer Rolle leicht zu unausgesprochenen Gruppenselektions-Annahmen (Gartlan 1968, Bramblett 1973). Wilson (1975) hat deshalb eine Unterscheidung zwischen "direkten Rollen" (mit Gruppenfunktion) und "indirekten Rollen" (ohne Gruppenfunktion, mit Vorteilen nur für den Rollenträger selbst) vorgeschlagen. Im zweiten Fall von Rollen zu sprechen, führt aber zu einem verwirrenden Widerspruch zum Alltagsgebrauch des Begriffs,

wo der funktionelle Aspekt einen grossen Stellenwert hat (Meriam-Webster Dictionary führt "function" als Synonym für "role" auf).

Zum Zweiten entstehen die Unterschiede der Begriffsbedeutung bei den oben erwähnten Autoren vor allem durch besondere Hervorhebung des ersten oder des zweiten Rollen-Hauptkriteriums. Es erscheint deshalb wichtig, den Zusammenhang zwischen diesen beiden Kriterien genau abzuklären. Hinde geht auf diesen Zusammenhang nicht besonders ein, sondern fordert einfach (ohne positive Begründung), beide Kriterien müssten zusammen angewendet werden. Die unterschiedliche Schwerpunktsetzung beim Rollenbegriff durch verschiedene Autoren wurde meines Erachtens dadurch ermöglicht, dass der Begriff im Alltagsgebrauch (und auch in vielen sozialwissenschaftlichen Fassungen) immer beide Kriterien implizit enthält, auch wenn nur eines davon ausformuliert ist. Dem liegt die Annahme zugrunde, dass ein Verhalten, welches innerhalb der Gruppe reguliert wird (Kriterium 1), auch eine Gruppenfunktion haben muss (Kriterium 2), und umgekehrt. Wenn nun die zwei Kriterien so eng miteinander verbunden sind, so genügt es ja, eines davon - nach persönlichem Interessenschwerpunkt - in der Definition auszuformulieren, um beide zu erfassen. Die zugrundeliegende Annahme ist wahrscheinlich für Rollen in menschlichen Gruppen im allgemeinen gültig (vgl. Kap. 6.2); für Rollen in Gruppen nicht-menschlicher Primaten muss sie aber in Frage gestellt werden. Dies werde ich im letzten Abschnitt dieses Kapitels in einem systemtheoretisch-vergleichenden Rahmen darlegen. Dort werde ich auch begründen, weshalb nicht von Rollen gesprochen werden sollte, wenn nur eines der beiden Kriterien erfüllt ist. Die Betrachtung des Rollenkonzepts in einem systemtheoretischen Rahmen führt uns schliesslich zu einer neuen Begriffsbildung, welche - auf einer allgemeinen Ebene und ohne die Belastung durch die Unklarheiten des Rollenbegriffs - wieder eine Verbindung zwischen funktioneller und kausaler Analyse der Gruppendynamik möglich macht.

2.2 Die Primatengruppe als System

Es erscheint naheliegend und problemlos, eine Primatengruppe als ein lebendes System zu betrachten und nach systemtheoretischen Gesichtspunkten zu beschrei-

ben und zu analysieren. Beim Studium der systemtheoretischen Literatur habe ich jedoch die Erfahrung gemacht, dass die Entwicklung von allgemeingültigen Konzepten und Hypothesen für lebende Systeme aller Niveaus einer schwierigen Fahrt zwischen Skylla unzulässiger Analogien und Charybdis banaler Gemeinplätze gleichkommt. Jedenfalls lassen sich die bestehenden Systemmodelle nur teilweise auf Primatengruppen anwenden. Zwar sind die gängigen System-Definitionen sehr allgemein gehalten, so dass sie ohne weiteres auch für Primatengruppen gelten: ein System wird bezeichnet als "a set of objects together with relationships between the objects and between their attributes" (Hall and Fagen 1956, p. 81), oder als "a complex of interacting elements" (Bertalanffy 1968, p. 55).¹ Wenn aber allgemeine Aussagen über lebende Systeme gemacht werden, wird diese Definition durch zusätzliche Bedingungen eingeengt, wie wir gleich sehen werden.

Als Ausgangspunkt für die Entwicklung der Modelle der allgemeinen Systemtheorie diente der Organismus (Bertalanffy 1968, Miller 1965 a, Weiss 1969). Ziel ist aber die Erklärung von lebenden Systemen aller Niveaus durch eine allgemeine Theorie. So wurden folgende Lebenseinheiten mit einheitlichen systemtheoretischen Konzepten untersucht: Zelle, Organ, Organismus, Gruppe, Organisation, Gesellschaft, supranationale Systeme (vgl. Miller 1977).² Nach Bertalanffy (1968) lassen sich alle lebenden Systeme durch eine Reihe fundamentaler Eigenschaften charakterisieren. Sie sind offene Systeme, die Materie und Information mit ihrer (System-) Umwelt austauschen. Dabei erhalten sie ein Fließgleichgewicht (steady state) aufrecht, d.h. Störungen der lebenswichtigen Variablen werden durch adaptive Reizbeantwortung in einem homöostatischen Bereich reguliert; aber bei zu starker Störung kann das ganze System aus dem Gleichgewicht

¹ Andere Ausdrücke für "Element" oder "Objekt mit Eigenschaften" sind "Teil", "Komponente" oder "Mitglied" des Systems (Miller 1965 a); im folgenden spreche ich von "Mitgliedern".

² Es ist wohl kein Zufall, dass Ökosysteme nicht in dieser Reihe zu finden sind; die vom Organismus abgeleiteten Konzepte lassen sich dort am schlechtesten anwenden.

geraten und zusammenbrechen, bzw. zerfallen. Weitere fundamentale Eigenschaften sind Ganzheitlichkeit, Aequifinalität und Pleiotropie (Vielursächlichkeit einer Wirkung und vielfältige Wirkung einer Ursache). Für Systeme, welche diese Eigenschaften aufweisen, fordert Bertalanffy (1962) - in Anlehnung an das kybernetische "feedback"-Modell - eine innere organisatorische Gliederung in mindestens 3 funktionelle Einheiten: einen Rezeptor, einen Kontrollapparat, der die Entscheidungen über die regulativen Verhaltensprogramme fällt und kontrolliert, und einen Effektor. Miller (1965 a) hat im gleichen Sinne ein detailliertes Modell der funktionellen Organisation lebender Systeme entwickelt. Nach diesem Modell beschreibt er in einer längeren Arbeit (1971) auch "die Gruppe". (Er meint damit primär menschliche Arbeits- und Lebensgruppen ("face-to-face-Gruppen"), aber mehrmals wird auch auf die Gruppen soziallebender Tiere verwiesen.)

Dabei zeigt sich deutlich die Gefahr, dass durch die Anwendung eines am Organismus orientierten, "allgemeinen" Systemmodelles auf die Sozialsysteme der Wirbeltiere und des Menschen eine verschleierte Neuauflage der alten Organismus-analogie in Biologie und Sozialwissenschaften zustande kommt. Dies lässt sich am Konzept der "kritischen Subsysteme" zeigen. Miller unterscheidet zwischen (morphologischen) Struktureinheiten und funktionellen Einheiten eines Systems. Die Struktur-Einheiten nennt er (im Einklang mit anderen Autoren) Komponenten (oder Mitglieder). Die funktionellen Einheiten nennt er (in Abweichung z.B. von Bertalanffy) Subsysteme: "The totality of all the structures which carry out a particular process is a subsystem" und "Every systems is a component but not necessarily a subsystem of its suprasystem" (1965 a, 1975, p. 354). Als funktionelle Einheit kann das Subsystem auf eine Komponente, bzw. ein Mitglied zentralisiert oder auf mehrere Mitglieder verteilt ("dispersed") sein. Es erfüllt eine Funktion nicht nur für das oder die beteiligten Mitglieder, sondern für das System als Ganzes: "Each subsystem carries out a particular process for its system and keeps one or more specific variables in steady state." (1965 b, p. 338). Dies zeigt sich auch in der Aufstellung der "kritischen Subsysteme" (Tab. II). Als solche werden Subsysteme bezeichnet, welche (für das System)

Tabelle II:

Die kritischen Subsysteme, welche nach Miller (1965 a, 1971, 1977) charakteristisch sind für die funktionelle Organisation lebender Systeme auf allen Niveaus, insbesondere auch für (menschliche und tierliche) "face-to-face"-Gruppen. (Eigene Uebersetzung der Begriffe).

Stoff/Energie-
umsetzende
Subsysteme (=S.)

Subsysteme (=S.),
welche Stoff/
Energie und Infor-
mation umsetzen

Information-
umsetzende
Subsysteme (=S.)

Fortpflanzungs-S.

Abgrenzungs-S.

Stoff/Energie-
Aufnahme-S.

Verteil-S.

Umwandler-S.

Stoff/Energie-
Speicher-S.

Stoff/Energie-
Abgabe-S.

Bewegungs-S.

Stütz- und Trag-S.

Input-Umsetzer-S.

Internes Umsetzer-S.

Kanal und Netz
(Informations-
Verteil-S.)

Entschlüssler-S.

Assoziations-S.

Gedächtnis
(Informations-
Speicher-S.)

Entscheider-S.

Verschlüssler-S.

Output-Umsetzer-S.

lebenswichtige Prozesse ausführen. Die Einteilung dieser Subsysteme ist offensichtlich von der Organgliederung des Körpers abgeleitet (1971, p. 307; 1975, p. 355). Die kritischen Subsysteme sind also, analog zu den Organen eines Körpers, jene Funktionseinheiten im System, welche die lebenswichtigen Prozesse für das System ausführen. Die Norm für diese regulativen Subsystem-Prozesse ist das Ueberleben des Gesamtsystems. Das Entscheider-Subsystem (vgl. Tab. II), ist besonders wichtig, weil die Prozesse der ausführenden Subsysteme unter seiner Kontrolle und Koordination stehen, wobei es sich auf die im Gedächtnis-Subsystem gespeicherten Programme stützt. In diesen Modellen wird also die allgemeine Systemdefinition eingeengt, indem (explizit oder implizit) angenommen wird, dass die Interaktionen und Beziehungen der Mitglieder hierarchisch organisiert sind.

Diese funktionelle Hierarchie ist zu unterscheiden von einer rein strukturellen Hierarchie, einer "hierarchischen Architektur" (Simon 1962), wie sie für alle Systeme nach der allgemeinen Definition gilt. In der ethologischen Motivationsforschung hat Nelson (1973) in diesem Sinne (strukturelle) "hierarchies of embedment" von (funktionellen) "hierarchies of connection" unterschieden, und Dawkins (1976) hat diese Unterscheidung übernommen, allerdings mit einer (unnötigen) Umbenennung der ersten Kategorie in "hierarchies of classification".

Aus dem Bisherigen ist klar geworden, dass führende Vertreter der allgemeinen Systemtheorie wie Bertalanffy und Miller das lebende System offenbar als eine "Selektionseinheit" (Lewontin 1970) auffassen, welche, um zu überleben, eine interne, hierarchische Organisation von sich funktionell ergänzenden Subsystemen unter der Kontrolle eines "Entscheider"-Subsystems aufbaut. Wenn dieses Modell nun auf die Primatengruppe angewendet wird, so wird zum vornherein impliziert, dass für die funktionelle Organisation von Primatengruppen Gruppenselektion entscheidend ist, und dass eine mehr oder weniger zentrale Kontrolle über die Rollenverteilung der Mitglieder besteht.

Diese beiden Implikationen sind aus verschiedenen Gründen nicht als a priori-Annahmen akzeptierbar. Zunächst gibt es zwei gewichtige, theoretische Argumente dagegen. Erstens ist jedes einzelne Mitglied einer Primatengruppe reproduktionsfähig und strebt damit primär die Maximierung seiner individuellen und verwandt-

schaftseinschliessenden Fitness ("inclusive fitness")¹ an. Das schliesst Gruppen-selektion nicht ganz, wohl aber als vorherrschende oder ausschliessliche Selektions-form aus (Lewontin 1970, Maynard Smith 1976 b, Wilson 1975).

Zum Zweiten muss in einem hierarchisch organisierten System das Entscheider-Subsystem über ein "Gruppendächtnis", bzw. einen Speicher für ein "Programm" von überindividuellen Normen verfügen können, nach denen es seine Entscheidungen ausrichtet. Zudem muss das Entscheider-Organ wirksame Mittel zur Kontrolle des Verhaltens der ausführenden Subsysteme haben. In Primatengruppen sind sowohl Speicherung wie Kontrolle von überindividuellen Normen auf vorsprachliche Mittel beschränkt. Dadurch wird die zentrale Kontrolle eines Satzes überindivi-dueller Normen zwar nicht vollständig unmöglich, aber als Grundprinzip sehr unwahrscheinlich gemacht. Einige Formen der Regulation und Kontrolle, die auch ohne Sprache möglich sind, werden in den Kapiteln 4 und 5 besprochen. Auch die Beobachtungsevidenz spricht eher gegen ein solches hierarchisches Organisa-tionsprinzip mit verteilten Funktionen der Mitglieder im Interesse des Gruppenüber-lebens. Das natürliche, alltägliche Verhalten der Mitglieder einer Affengruppe wirkt recht "egoistisch"; gemeinsame überindividuelle Ziele scheinen selten im Vordergrund zu stehen. Zudem erfolgt in Primatengruppen normalerweise kein Stoff/Energie-Austausch zwischen Mitgliedern (Mütter mit Säuglingen ausgenommen). Und beim sicher erfolgenden Informations-Austausch ist es schwer, Ausmass und "Rollen"-Organisation durch reine Beobachtung festzustellen. Auch ist die funktionelle Verhaltensdifferenzierung in Primatengruppen bisher nicht spezifisch mit dieser Fragestellung untersucht worden. Wir werden deshalb den Erklärungswert verschiedener Organisationsmodelle noch anhand vorhandener Beobachtungen zur Verhaltens-Regulation untersuchen (Kap. 5). Eine in Primatengruppen sehr häufige Organisationsform, die Dominanzrangordnung, wird oft als Hierarchie bezeichnet, und ihr Vorkommen könnte deshalb als Beweis für eine hierarchische, funktionelle Organisation (im oben erwähnten Sinne) dieser Sozialsysteme aufge-fasst werden. Im Kap. 4 werde ich jedoch darlegen, weshalb in Dominanzbeziehungen unter nicht-menschlichen Primaten nur eine sehr eingeschränkte, partielle Verhaltenszuweisung und Kontrolle möglich ist (vgl. auch Kap. 6.2).

¹

Wickler und Seibt (1977) haben "inclusive fitness" als "Gesamt-Eignung" übersetzt; ein allgemein gebräuchlicher Begriff fehlt bisher im Deutschen.

Primatengruppen sollten also nicht als Systeme vom Organismus-Typ (im Sinne von Miller, Bertalanffy u.a.) aufgefasst werden; trotzdem können sie als "lebende Systeme" beschrieben und untersucht werden, nämlich als "Komplexe interagierender Mitglieder" mit Systemeigenschaften, die sich nicht aus den Eigenschaften der Mitglieder, nur aus deren Interaktionen erklären lassen. Ob es darin Subsysteme, im Sinne Miller's gibt und welcher Art sie sind, muss aber zuerst untersucht werden. Eine systemtheoretische Betrachtung der Primatengruppe sollte deshalb das Schwergewicht der Untersuchung auf zwei Punkte legen: (1) auf die Interaktionen der Mitglieder bei der Auseinandersetzung mit der Gruppenumwelt und (2) auf die Phänomene der Regulation homöostatischer Systemgrößen, und ihre Beziehung zur gemeinsamen Auseinandersetzung der Mitglieder mit ihrer Umwelt. Dies sind die Hauptthemen der folgenden Untersuchungen. Indem der systemtheoretische Approach ein begriffliches Werkzeug zur Untersuchung der Differenzierungs- und Regulationsprozesse in der Gruppe bietet, erlaubt er einen empirischen Zugang zum Verständnis der proximalen, adaptiven Bedeutung verschiedener Formen von Sozialorganisation. Für ein Verständnis der distalen Ursachen dieser Sozialformen in evolutionstheoretischer Sicht ist aber darüber hinaus eine gründliche Untersuchung der Selektionsprozesse nötig, welchen gruppenlebende Primaten unterworfen sind (vgl. Kap. 6).

2.3 Systemtheoretische Begriffsbildungen: Rolle, Oekosozialverhalten und triadisches Sozialverhalten.

Wie steht es nun mit der Bedeutung und Verwendbarkeit des Rollenbegriffs im systemtheoretischen Rahmen? Die zwei wesentlichen Kriterien für Rollen bei nicht-menschlichen Primaten - das hat unser kurzer Ueberblick im ersten Teil dieses Kapitels gezeigt - sind einerseits die Ablösbarkeit des Rollen-Verhaltens vom "Rollenträger", die sich bei der Rollenregulation in der Gruppe zeigt, andererseits die überindividuelle Funktion dieses Verhaltens im Rahmen der ganzen Gruppe.

In systemtheoretischer Formulierung lassen sich diese zwei Kriterien folgendermassen fassen. Rollen sind Systemgrössen, die durch Regulation in einem Normbereich gehalten und bei Ausfall ersetzt werden; als Aktivität eines oder mehrerer Subsysteme dienen sie überindividuellen Funktionen. Je nachdem, welche Mitglieder die Subsystem-Prozesse, d.h. die Rolle übernehmen, erhält diese Aktivität (im Rahmen des Normalbereichs) unterschiedliche "Färbungen" oder Varianten.¹ In dieser Formulierung habe ich also beide Kriterien als notwendige Bestandteile in die Definition aufgenommen. Dies soll nun begründet werden. In vielen Rollendefinitionen wird nur das erste Kriterium ausformuliert; unausgesprochene Annahme ist dabei, dass ein Verhalten, welches innerhalb der Gruppe reguliert wird, auch eine Gruppenfunktion hat (vgl. S. 20). In systemtheoretischer Formulierung lässt sich diese Aussage allgemeiner fassen und für verschiedene, lebende Systeme prüfen; die Annahme wäre also, dass ein Mitgliedsverhalten, welches im System reguliert wird, eine Funktion für das Ueberleben des Gesamtsystems haben muss. Für Oekosysteme lässt sich diese Annahme verneinen. Mitglieder eines Oekosystems sind die beteiligten Tier- und Pflanzenarten; jede Art hat ihre morphologisch-physiologischen Eigenheiten und zeigt ein charakteristisches Verhaltensspektrum den anderen gegenüber und sie besetzt damit eine bestimmte ökologische Nische. Fällt nun eine Art mit ihrem Verhaltensspektrum aus, so wird sie bald durch eine andere ersetzt.² Damit wird also ein Lebensformtyp reguliert; in den meisten Fällen ist dieser einzelne Lebensformtyp jedoch nicht notwendig für das Ueberleben des gesamten Oekosystems. Die Artenzahlen

¹ Miller definiert bei der Besprechung der Gruppe aus systemtheoretischer Sicht den Rollenbegriff nicht eindeutig. Er erwähnt mehrmals die oben genannte Bedeutung als "Subsystem-Prozess" (z.B. 1975, p. 354), bezeichnet aber andererseits Rollen auch als "Komponenten-Prozess" (1971, p. 302). In dieser zweiten, weiter gefassten Bedeutung fehlt jedoch der Aspekt der überindividuellen Funktion und der Begriff wird synonym zu "Verhalten eines Gruppenmitglieds".

² Von manchen Oekologen wird die ökologische Nische einer Art sogar als "ökologische Rolle" bezeichnet (z.B. May 1978, Ellenberg 1973), was eine noch stärkere Ausweitung des Rollenbegriffs als in der Primatologie darstellt.

und die Zahl der Nischen in Oekosystemen ist variabel und verändert sich im Lauf der Zeit und mit wechselnden chemisch-physikalischen Bedingungen (Cody and Diamond 1975, May 1978). Die Regulation durch Wiederbesetzung einer "leeren" ökologischen Nische erfolgt ohne Steuerung durch eine Kontroll- oder Entscheider-Einheit des Gesamtsystems. (Zum Mechanismus verschiedener Regulationsformen vgl. Kap. 5.1.1.) Auch in Primatengruppen haben nicht alle regulierten Verhaltenstypen eine Funktion für das Ueberleben des Gesamtsystems. Das kann an dieser Stelle nicht ausgeführt werden; ich verweise dazu auf Kap. 5.

Wenn nun die Annahme, dass reguliertes Verhalten Systemfunktionen erfülle, in einem allgemeineren Rahmen nicht immer gültig ist, so darf sich eine allgemeine Rollendefinition nicht darauf stützen. Bei einer systemtheoretischen Rollendefinition sollte also das Kriterium der überindividuellen Funktion des Rollenverhaltens entweder explizit eingeschlossen oder explizit ausgeschlossen werden. Ich habe mich für ersteres entschlossen, weil der Begriff damit enger gefasst und präziser wird und weil er näher am Alltagsgebrauch des Rollenbegriffs liegt, wo der Funktionsaspekt eine wichtige Bedeutungs-Komponente bildet (S. 20). Durch diese Festlegung ist nun die systemtheoretische Anwendung des Rollenbegriffs an das Modell der Gruppe als hierarchisch organisiertes System vom Organismustyp gebunden (oder setzt doch mindestens den Nachweis von überindividuellen Funktionen des untersuchten Verhaltens voraus); dieses Systemmodell aber, das habe ich in diesem Kapitel schon gezeigt (S. 26), ist für die Primatengruppe nicht zutreffend.

Damit erweist sich das Rollenkonzept, wenn es nach präzisen und strengen Kriterien verallgemeinert wird, als recht spezielles Konzept, ungeeignet als generelle Kategorie für die beschreibende Untersuchung der funktionellen Verhaltensdifferenzierung in Primatengruppen. Unsere Fragestellung verlangt also allgemeiner gefasste Begriffe. So brauchen wir einen weniger "belasteten" Begriff für das Phänomen der gruppenpositionstypischen, individuenunabhängigen Verhaltensspektren, welche in vielen Primatengruppen zu beobachten sind, und die verschiedentlich als "Rollen" bezeichnet worden sind (Literatur-Uebersicht

in der detaillierten Studie von Fedigan 1976). Der Begriff der "sozialen Position" lässt sich (in sozialwissenschaftlicher Bedeutung, vgl. Crook 1971) ohne Unklarheiten hier anwenden, wenn nicht vom Verhalten selbst die Rede ist, sondern von der Stellung eines Tieres im Beziehungsnetz, für welche dieses Verhalten charakteristisch ist.¹ Ist vom positionstypischen Verhaltensspektrum insgesamt die Rede, so kann dies als "(Name der sozialen Position)-Aktivität", also z.B. als "Peripher-Weibchen-Aktivität" bezeichnet werden, oder als "Aktivitätsprofil" von Tieren in einer bestimmten sozialen Position.² Eine Rolle, nach unserem präziser gefassten Begriff, lässt sich so als Spezialfall, als Teil des Aktivitätsprofils eines Primaten verstehen, nämlich jenes positionstypische Verhalten, welches eine Funktion für andere Gruppenmitglieder oder die ganze Gruppe erfüllt.

Einen weiteren, allgemein gefassten Begriff (ohne Vorannahmen über die Organisationsform des Systems) brauchen wir, um die einzelnen Verhaltensweisen und Interaktionen zu bezeichnen, die zwischen Gruppenmitgliedern bei der Auseinandersetzung mit der gemeinsamen Umwelt auftreten. Dazu führe ich zuerst einige Symbole für eine abgekürzte und präzise Schreibweise ein. Gruppenmitglieder werde ich als $M_1, M_2, M_3 \dots M_m$ symbolisieren, wobei M_i und M_j für zwei beliebige Mitglieder stehen. Spezifizierte Umweltsituationen für diese Gruppenmitglieder werde ich durch die Symbole $Z_1, Z_2, Z_3 \dots Z_n$ bezeichnen; Z_a und Z_b stehen für zwei beliebige Situationen aus dieser Reihe, und Z symbolisiert die Gruppenumwelt generell (zur Definition von Z , siehe Kap. 3.1). Wenn wir nun die Primaten-

1 Statt von der sozialen Position eines Tieres liesse sich auch, analog zur ökologischen Nische einer Tierart im Oekosystem, von der "sozialen Nische" eines Individuums im Sozialsystem sprechen. Zwar könnten die Tiersoziologen dies als eine "Revanche" zur Verwendung des Rollenbegriffs durch die Ökologen betrachten, aber eine solche Begriffsübernahme hat ja nur einen Sinn, wenn damit ein neuer theoretischer Zugang eröffnet wird. Eine Anwendung der ökologischen "Nischen-Theorie" (Vandermeer 1972) auf soziale Gruppen scheint mir aber problematisch.

2 Bernstein (1971) hat diesen Begriff in etwas anderer Weise verwendet. Er hat "Aktivitätsprofile" ganzer Gruppen, als gepoolte Häufigkeiten und Zeiten der identifizierten, sozialen und nicht-sozialen Verhaltensweisen aller Gruppenmitglieder, aufgenommen und interspezifisch verglichen.

gruppe als System betrachten, wollen wir damit hervorheben, dass die Mitglieder dieses Systems mit Bezug auf ihre gemeinsame Umwelt interagieren. Dieses sozial abgestimmte umweltgerichtete Verhalten bezeichne ich als "Oekosozialverhalten" und definiere es als alles Verhalten von M_i gegenüber Z_a , welches durch andere Mitglieder beeinflusst ist, und seinerseits deren Verhalten gegenüber Z_a (oder Z_b) beeinflusst. Betrachten wir, im einfachsten Fall, nur zwei Tiere, so können wir eine "ökosoziale Interaktion" definieren als einen Austausch von Verhalten zwischen M_i und M_j mit Bezug auf Z_a und Z_b .

Einige Beispiele sollen nun den Unterschied zwischen "ökosozialen Interaktionen" und "sozialen Interaktionen" (nach eingebürgerter Begriffsbedeutung, vgl. Hinde 1975 a) verdeutlichen. Beispiele für soziale Interaktionen von Pavianen sind in (Sequenz): M_1 präsentiert M_2 das Hinterteil, M_2 schmatzt zum präsentierenden M_1 , M_1 setzt sich zu M_2 und beginnt mit sozialer Fellpflege bei M_2 . Der Begriff der sozialen Interaktion umfasst also jeden beobachtbaren Verhaltensaustausch zwischen zwei Tieren. Der Umwelt-Kontext der obigen Verhaltenssequenz könnte zwar noch zusätzlich aufgenommen werden, M_1 und M_2 würden aber immer noch soziale Interaktionen zeigen. Oekosoziale Interaktionen sind klar mit einer bestimmten Umweltsituation verknüpft und Z muss also in die Beschreibung aufgenommen werden. Affen-Beispiele sind (in Sequenz): M_1 wird durch einen Ruf von M_2 alarmiert, und nähert sich schnell M_2 , M_2 schleicht unterdessen vorsichtig zu einem unbekannten Objekt (Z_1) hin, während M_1 ihn genau beobachtet; nach vorsichtigem Erkunden von Z_1 beginnt M_2 mit Z_1 zu spielen und M_1 schliesst sich diesem Spiel an; die beiden geraten in Streit um Z_1 .

Wenn wir nun nur zwei Mitglieder einer Gruppe betrachten, zum Beispiel eine Mutter mit ihrem Neugeborenen, so könnten die zwei als kleines System innerhalb des "Suprasystems" der Gruppe angesehen werden; die anderen Gruppenmitglieder wären dann Teil ihrer Umwelt. Es stellt sich die Frage, ob ein realer, nicht bloss begrifflicher Unterschied besteht zwischen den "ökosozialen Interaktionen" von M_i und M_j (gegenüber ihrer Aussengruppenumwelt) und ihren Interaktionen gegenüber der "sozialen Umwelt", d.h. den anderen Gruppenmitgliedern. Diese letzteren sind mehrheitlich als "triadische Interaktionen" zu bezeichnen, definiert

als Austausch von Verhaltensweisen von M_i und M_j untereinander und mit M_k .¹ "Polyadische Interaktionen", zwischen mehr als drei Gruppenmitgliedern, sind auch zu beobachten; sie lassen sich aber in ihrer Mehrheit auf dyadische und triadische Interaktionsmuster rückführen (vgl. z.B. Van Hooff and De Waal 1975 für agonistische Interaktionen).

Die Frage, ob zwischen ökosozialen Interaktionen und triadischen Interaktionen ein realer Unterschied besteht, kann nicht theoretisch abgeklärt werden: die Antwort hängt davon ab, wieweit die untersuchten Affen und Menschenaffen fähig sind, ihre Wahrnehmung von ähnlichen, aber nicht identischen, triadischen Grundsituationen zu generalisieren. Im jetzigen Zeitpunkt scheint es sicherer, die zwei Situationen als prinzipiell verschiedene Fälle zu behandeln, da über diese Fähigkeiten der Primaten zuwenig genaue Kenntnisse vorhanden sind. In Abbildung 4 sind alle drei Interaktionskategorien in einem Schema vergleichend gegenübergestellt. Ich werde mich im weiteren Verlauf dieser Arbeit weitgehend auf Oekosozialverhalten beschränken; nur im letzten Kapitel werde ich im Rahmen von Selektionsüberlegungen auf die hier aufgeworfene Frage noch etwas näher eingehen. Es wäre sicher reizvoll eine analoge Untersuchung, wie sie hier für das Oekosozialverhalten begonnen wird, auch für das triadische Sozialverhalten durchzuführen, und es wären dabei sicher viele Parallelen zu den vorliegenden Ergebnissen zu erwarten; dies würde aber den Rahmen meiner Arbeit sprengen.

Mit der hier entwickelten Begriffsbildung unterscheide ich also ein relativ eng gefasstes Rollenkonzept, das mit klaren Implikationen bezüglich Organisationsform und Selektionsbedingungen der Gruppe verknüpft ist, von einem weiter gefassten Konzept des Oekosozialverhaltens, welches das erste als Spezialfall einschliesst und selbst ohne solche Implikationen ist. Damit lässt sich das Problem der Beschreibung von funktionellen Verhaltensdifferenzierungen zwischen Mitgliedern, sowie von deren unmittelbaren Ursachen und Wirkungen, trennen vom

¹

Kummer (1967, p. 64) definiert Dreierbeziehungen ("tripartite relations") als "...composed of sequences in which individuals simultaneously interact in three essentially different roles and each of them aims its behavior at both of its partners."

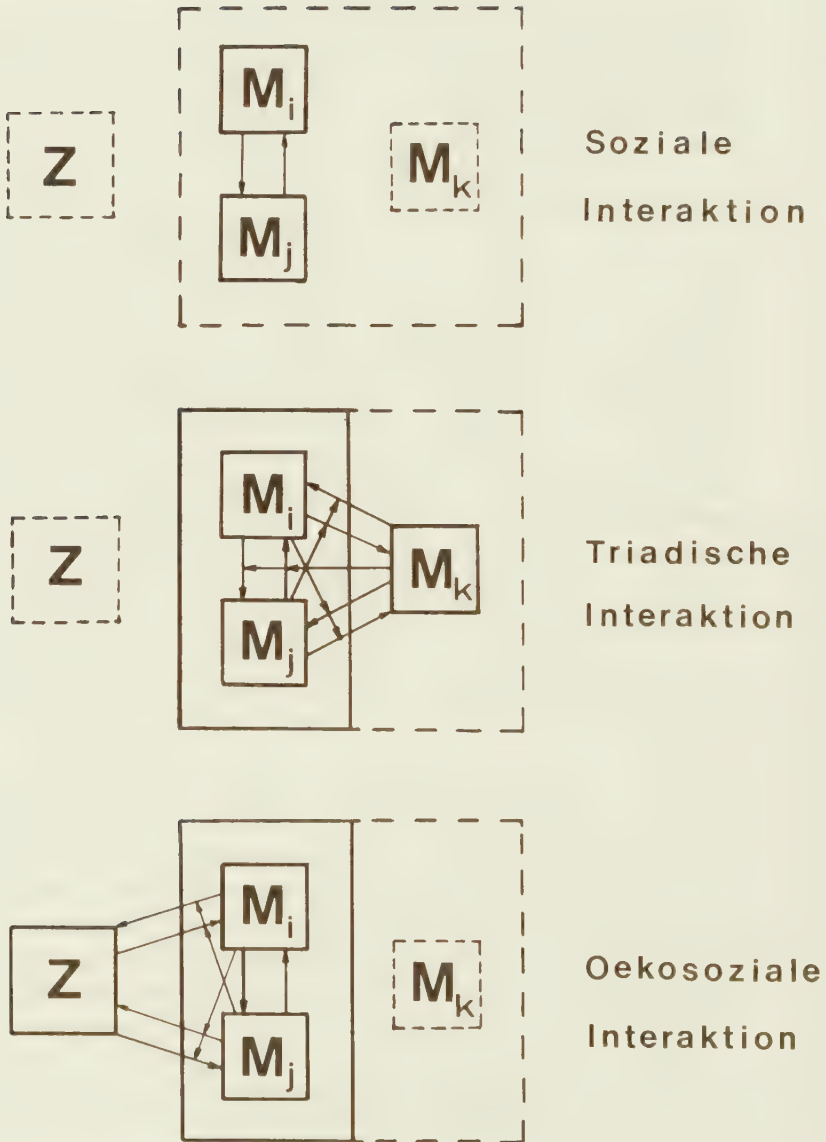


Abb. 4: Schematische Darstellung der drei Konzepte zur Beschreibung von Interaktionen zwischen Mitgliedern einer Primatengruppe (vgl. S. 31 ff.). Erklärung der Symbole auf S. 30.

Problem der evolutiven Erklärung von Rollendifferenzierungen. Letzteres wird in dieser Arbeit nur am Rande behandelt; zur Evolution des Oekosozialverhaltens im allgemeinen werde ich im letzten Kapitel einige Ueberlegungen aus systemtheoretischer Perspektive formulieren.

Im weiteren Aufbau der Arbeit folge ich einer Dreigliederung der Beschreibung von Sozialstrukturen in die Interaktionsebene (Kap. 3), die Beziehungsebene (Kap. 4) und die Ebene der Gruppenorganisation (Kap. 5), wie sie von Hinde (1975 a) überzeugend vertreten worden ist. Nur die Ebene der Interaktionen ist der direkten Beobachtung zugänglich; andererseits erschliesst sich die Regelmäßigkeit auf der unteren Beschreibungsebene jeweils erst von der nächsthöheren Ebene her. Querverweise und damit eine gewisse Redundanz im Schreiben werden sich daher im Interesse der Klarheit der grösseren Zusammenhänge nicht vermeiden lassen.

2.4 Zusammenfassung

Die Verwendbarkeit des Konzepts der "sozialen Rolle" zur Untersuchung der funktionellen Differenzierung in Primatengruppen wird kritisch diskutiert. Eine Uebersicht über die Verwendung des Rollenbegriffs in den Sozialwissenschaften und in der Primatensoziologie ergibt zwei über den menschlichen Bereich hinaus verallgemeinerbare Kriterien. Rollenverhalten wird in einer Gruppe nur von bestimmten Mitgliedern gezeigt, und bei deren Ausfall von anderen, in deren Position nachrückenden Mitgliedern übernommen. Rollenverhalten hat zudem eine überindividuelle Funktion. Zur Erfassung der Verhaltens- und Beziehungsdynamik in Primatengruppen wird eine erweiterte Begriffsbildung im Rahmen einer systemtheoretischen Betrachtungsweise vorgeschlagen. Neben einem engfassten Rollenbegriff, der durch beide obigen Kategorien zusammen definiert wird, wird das allgemeinere Konzept des "Oekosozialverhaltens" eingeführt, definiert als Verhalten eines Mitglieds gegenüber definierten Umweltkomponenten, welches durch andere Mitglieder beeinflusst ist und seinerseits deren Verhalten gegenüber definierten Umweltkomponenten beeinflusst - kurz: sozial abgestimmtes, umweltgerichtetes Verhalten. Sozial abgestimmtes Verhalten

gegenüber weiteren Gruppenmitgliedern unterscheiden wir (vorläufig) als eigene Kategorie: "triadisches Sozialverhalten". Die zwei allgemeineren Begriffe schließen den Rollenbegriff als Spezialfall ein; nur letzterer ist mit bestimmten Implikationen bezüglich Organisationsform und Selektionsbedingungen der Gruppe verknüpft. Damit lässt sich die Frage der Beschreibung der Erscheinungsformen und Dynamik von funktionellen Verhaltensdifferenzierungen zwischen Mitgliedern trennen von der Frage der evolutiven Erklärung von Rollendifferenzierungen.

3. EIN SYSTEMATISCHES INVENTAR DER GRUNDMUSTER DES OEKOSOZIALVERHALTENS

3.1 Umfang und Systematisierungskriterien des Inventars

In diesem Kapitel beschäftigen wir uns mit Oekosozialinteraktionen zwischen zwei Gruppenmitgliedern in Sicht- und Hörweite voneinander, die bezogen sind auf die Hier-und-Jetzt-Situation. Durch diese Beschränkung auf die einfachste Grundsituation lassen sich zunächst die Grundmuster des Oekosozialverhaltens erfassen. Im Abschnitt 3.4 werde ich untersuchen, wieweit diese Grundmuster ergänzt oder modifiziert werden müssen, wenn alle möglichen Formen des Oekosozialverhaltens ohne zeitliche und numerische Beschränkung betrachtet werden.

Ein Inventar von solchen Grundmustern lässt sich auf empirischem Weg für eine bestimmte Tierart unter bestimmten Lebensbedingungen erstellen, indem man alle Interaktionen registriert, bei denen mindestens eines der beteiligten Tiere sein Verhalten eindeutig auf die gemeinsame nicht-soziale Umwelt richtet. Dabei stellt sich natürlich, wie bei jeder Verhaltensbeschreibung, das Problem der Wahl der Beschreibungseinheiten, also der sinnvollen zeitlichen Abgrenzung der Szene, welche als Oekosozialinteraktion beschrieben werden soll. Natürliche Grenzen für die Szenendauer der Interaktion sind "nach unten" die Dauer eines einzelnen Z-gerichteten Verhaltenselementes von M_i (in Anwesenheit eines darauf bezugnehmenden M_j), und "nach oben" die Gesamtdauer der Bezugnahme von M_i und M_j aufeinander während ihrer Beschäftigung mit ein- und derselben Z-Situation (zur Definition von Z siehe S. 40).

Die Kategorisierung der zeitlich so eingegrenzten Szenen erfolgt nun einerseits nach der Art des Z-gerichteten Verhaltens und andererseits nach der Art des gegenseitigen Einflusses von M_i und M_j auf ihr Z-gerichtetes Verhalten. Es wird also bewusst nicht nach der Form der einzelnen, zwischen M_i und M_j ausgetauschten Verhaltenselemente unterschieden, sondern nur nach ihrer Wirkung auf das Z-gerichtete Verhalten des Partners. Dabei ist zu berücksichtigen,

dass wir beim Beobachten von Szenen gemeinsamer Auseinandersetzung mit Z-Situationen meistens die Ergebnisse vergangener, beeinflussender Interaktionen (also Verhaltensunterschiede gegenüber Z) erfassen; nur selten werden wir die partnerbeeinflussenden Verhaltensweisen selbst, also den Prozess der Verhaltensdifferenzierung, in der beobachteten Szene erfassen können. Es scheint deshalb sinnvoll, die zusammengehörenden "Prozesse" und "Produkte" jeweils in einer kombinierten Kategorie zusammenzufassen. Die Kategorienbildung kann so in erster Linie nach der Art des "Produktes" (der Verhaltensunterschiede gegenüber Z) erfolgen und in zweiter Linie, innerhalb der gleichen "Produkte"-Kategorie, eventuell noch weiter nach der Art des "Prozesses" (der Differenzierungsmechanismen) bei der Entstehung dieser Verhaltensunterschiede.

Das empirische Material für eine erste, unvollständige und unsystematische Liste von Oekosozialinteraktionen stammt einerseits aus eigenen Beobachtungen an den Weisskehlmeerkatzen (und z.T. auch aus früheren eigenen Beobachtungen an freilebenden Pavianen) und andererseits aus der mir zugänglichen Literatur über Meerkatzen, Paviane, Makaken und Schimpansen, sowie aus persönlichen Mitteilungen meiner Kollegen Hans Sigg und Alexander Stolba zum Verhalten freilebender Mantelpaviane. Ausgehend von diesem empirischen Material habe ich die Vollständigkeit und Systematik der Kategorienbildung (nach dem obengeschilderten Vorgehen) und der erhaltenen vorläufigen Inventare nach folgenden zwei Kriterien geprüft: 1) sind alle möglichen Z-Situationen erfasst (als Voraussetzung für die vollständige Erfassung der möglichen Reaktionsformen gegenüber Z), und 2) sind alle möglichen Formen der gegenseitigen Beeinflussung und Bezugnahme von M_i und M_j erfasst? Auf die Prüfung dieser Fragen werde ich unten zurückkommen. Dieses Vorgehen führte dann zur Erstellung des systematischen Inventars von Grundmustern des Oekosozialverhaltens (Kap. 3.2).

Im Folgenden werde ich jedoch, im Interesse der Verständlichkeit und Lesbarkeit, mit der Darstellung nicht diesem "historischen" Ablauf folgen. Ich werde zuerst anhand eines ausführlichen Szenenbeispiels das Vorgehen bei der Kategorienbildung verdeutlichen, und anschliessend die erwähnten Systematisierungskriterien genauer besprechen, um den Beitrag der systemtheoretischen Betrachtungsweise

sichtbar zu machen. Bei der Darstellung des Inventars (Kap. 3.2) gehe ich von der höheren Abstraktionsstufe, dem systematischen Katalog der Grundmuster aus, und diskutiere dann jede der aufgeführten Kategorien anhand empirischer Szenenbeispiele. (Eine vollständige Liste aller empirischen Einzelbeispiele und -Kategorien kann aus Platzgründen nicht gegeben werden.) Im folgenden Beispiel einer Interaktionssequenz von zwei Weisskehlmeerkatzen sind die Uebergänge von einer Oekosozialinteraktion zur nächsten jeweils durch eingeklammerte Nummern bezeichnet. Auf das Verhaltens-Protokoll folgt eine kommentierende Interaktionsanalyse und eine Aufstellung der identifizierten Interaktionskategorien.

25.5.74: Lernversuch mit Samanga (Sa) und ihrer Tochter Maja (Ma, 1 1/4-jährig) (vgl. Tab. 1) im Rahmen einer Versuchsserie zur Konditionierung von Oekosozialverhalten (Kap. 4.3.4/5.4.1). Ausgangssituation: Sa und Ma im rechten Käfigteil (vgl. Abb. 1) vom Rest der Gruppe abgetrennt. Ueber die Mitte des Gitterbodens dieses Käfigteils verläuft von hinten nach vorn ein Plastikrohr mit vier verschlossenen Löchern in Abständen von 50 cm. Wenn neben dem vordersten Loch des Rohrs eine Federzug-Apparatur von einem der Tiere durch das Vordergitter herangezogen wird (operantes Verhalten), öffnen sich im Rohr alle vier Löcher gleichzeitig und geben während 3 Sekunden je ein Bananenstück (als Futter-Belohnung) frei. Ma hat in früheren Sitzungen schon gelernt, am Federzug zu ziehen, um Futter zu erhalten, Sa noch nicht! Beginn 16.00 h: Sa und Ma sitzen auf den Brettern in halber Höhe, Sa auf der rechten Seite (= B 4), Ma links (= B 3, vgl. S. 9 und Abb. 1).

Ich bringe die Federzug-Apparatur (Fe), die vorher ausser Reichweite der Affen war, in "Arbeitsstellung"; mein Hantieren wird von den Affen genau beobachtet. Kaum bin ich hinter dem Einweg-Schirm verschwunden, sitzt Ma schon beim Fe vorne und zieht daran. Die vier Löcher öffnen sich, und Ma holt sich blitzschnell das Futter aus dem vordersten Loch (Loch 1); als Sa, die von B 4 aus alles genau beobachtet hat, zum "Futterrohr" herab kommt, schliessen sich gerade die Löcher (nach 3 sec.) (bis hierher Interaktion 1), und Ma rennt mit ihrem Futter im Maul nach oben hinten weg. Sa, zu spät beim Futterrohr, um sich vom Futter selbst zu holen, jagt kurz hinter Ma her (2), geht dann nach B 3 und droht (wenig intensiv) ins andere Käfigteil zu Pablo hinüber; sie beruhigt sich aber bald und geht nach B 4, Kontaktlaut, blickt aus dem Fenster, während Ma am Boden (bei der Gitterzwischenwand) ihre Belohnung fertig frisst, und dabei nach vorn, Richtung Fe blickt (3). 16.02 1/2 h: Ma nähert sich wieder Fe; dabei schleicht sie, wie um nicht entdeckt zu werden, aber Sa, auf B 4, beobachtet sie genau. Als Ma am Fe zieht, und die Löcher im Rohr sich öffnen, rennt Sa sofort herab, zu Loch 3 und holt sich dort ein Futterstück, während Ma die Belohnung aus Loch 2 holt (Loch 1 ist ja leer) (4). Die Löcher schliessen sich gerade wieder, als Sa sich auch auf Loch 2 "stürzen" will; Sa, kauend, droht gegenüber Ma, die sofort (mit Futter im Maul) flieht (5). Sa bleibt beim "Futterrohr", beobachtet Ma nicht weiter und bearbeitet mit den Zähnen die Verschlüsse der hinteren Löcher,

während Ma auf dem Boden seitlich, in angemessener Distanz von Sa, ihr Bananenstück fertig frisst (6). 16.04 h: Ma schleicht sich wieder nach vorn zu Fe, blickt dabei immer wieder zu Sa, die das Rohr beim Loch 4 hinten "bearbeitet". Ma sitzt unschlüssig 60 cm von Fe, blickt zu Sa, nähert sich Fe weiter und zieht nur zaghaft (die Löcher öffnen sich nicht). Sa hat aufgeschaut und nähert sich sofort, worauf Ma nach B 3 wegrennt (7). Sa bleibt weiter beim Rohr, geht nach vorn, sitzt beim Loch 1 (16.05 h) und betrachtet eine Weile Fe, ohne ihn aber zu berühren, wendet sich dann wieder dem Rohr zu und "bearbeitet" es weiter. Ma ist unterdessen wieder näher geschlichen und wartet ca. 1,5 m von Sa (sie getraut sich offenbar nicht zu Fe zu gehen, solange Sa so nahe dabei sitzt) (8). 16.07 h: Sa hat sich beim "Bearbeiten" des Plastikrohrs weiter nach hinten verschoben (ca. 1,8 m von Fe weg); jetzt schleicht Ma vorsichtig wieder Richtung Fe, Kontaktlaut, blickt wiederholt zu Sa, Sa blickt auch zu Ma, macht aber am Rohr weiter. 16.08 h: Ma zieht Fe, die Löcher öffnen sich, und während Ma die leeren Löcher 1-3 kontrolliert, hat sich Sa das (letzte) Futterstück aus Loch 4 geschnappt; die Löcher schliessen sich wieder (9). Ma zeigt nochmals eine Intention zum Fe-Ziehen, aber zu schwach, so dass sich die Löcher nicht öffnen, obwohl Sa und Ma (erwartungsvoll) das Rohr betrachten (10). Ma geht nun zu Sa, welche das geschlossene Rohr wieder mit den Zähnen bearbeitet, schaut ihr kurz dabei zu und geht nach oben hinten weg, wo im Transportkäfig T 2 (vgl. Abb. 1) noch einige frische Zweige liegen (11). Ma knabbert an den Zweigen im T 2, während sich Sa weiter mit dem Rohr beschäftigt, zwischendurch aber umherblickt (16.09 h). Als Sa aufhört, am Rohr herumzubeissen (12), und nach B 3 weggeht, beende ich die Beobachtung um 16.10.

Interaktionsanalyse: Diese 10-minütige Gesamtszene lässt sich nach den genannten Kriterien in 12 Einzelszenen oder Oekosozialinteraktionen unterteilen. (Das Ende jeder Interaktion ist im Protokoll mit ihrer Nummer markiert.) Jede dieser Grenzen, bzw. Uebergänge ergibt sich entweder durch eine Veränderung des Verhaltens, bzw. der Verhaltensdifferenzierung gegenüber Z oder durch einen Wechsel des Verhaltens (Beeinflusstypus) zwischen M_i und M_j . Es folgt eine Kurzcharakterisierung der einzelnen Oekosozialinteraktionen und ihrer Grundstruktur, und damit verbunden eine erste Kategorienbildung.

(1) Ma zeigt sofort das richtige, operante Verhalten und erhält die Belohnung. Sa hat noch nicht gelernt, sich selbst auf diese Weise ein Futterstück zu beschaffen; sie beobachtet aber Ma's operantes Verhalten und dessen Wirkung genau, und sie versucht von diesem Resultat (offene Futterlöcher) zu profitieren; dabei reagiert sie allerdings zu langsam und geht leer aus. Relevante Umweltsituation (Z_1) ist für beide die Futterbeschaff-Apparatur incl. Futter (Fe und Rohr; dass im Rohr Futter ist, wissen beide, da ich vorher das Rohr vor ihren Augen "geladen" hatte). Grundstruktur der Interaktion: M_i beobachtet eine oekologische Verhaltensleistung von M_j , welche es selbst nicht ausführen kann, und es versucht vom Resultat dieser Leistung zu profitieren (falls M_i dominant ist, ev. mit rechtzeitigem Verdrängen von M_j , je nach Z_a -Verteilung).

(2) Ma bringt sich mit ihrer Belohnung in Sicherheit; Sa will ihr das (in Ma's Maul noch sichtbare) Futterstück noch abjagen, gibt aber schnell auf, bzw. wendet sich anderen Tieren zu. Diese Interaktion der beiden dreht sich um das Futterstück (= Z_2) in Ma's Maul. Grundstruktur der Interaktion: M_1 versucht von M_j , das sich entzieht, ein (bewegliches) Z_a zu erhalten.

(3) Sa beschäftigt sich mit anderem, und lässt Ma ihr Futterstück ungestört fertig fressen; Sa's Kontaktlaut bekräftigt vermutlich ihre positive Beziehung zu Ma, während sie gleichzeitig deren Aktivität (fressen) betont nicht beachtet. Ma und Sa beziehen sich auf verschiedene Umweltsituationen: Z_2 (Futterstück im Maul) und Z_1 (Fe und Rohr im Blickfeld) bei Ma, Z_3 (andere Gruppenmitglieder; müsste, da soziale Umwelt, eigentlich ausgeklammert werden) und Z_4 (Welt ausserhalb des Fensters) für Sa. Grundstruktur: M_1 toleriert Z_b -gerichtetes Verhalten von M_j , während es selbst sich mit Z_a beschäftigt.

(4) Gleicher Interaktionstyp wie (1); diesmal gelingt es Sa von Ma's Leistung zu profitieren; sie erhält auch ein Futterstück, das für sie allerdings nur ein Soforthappen ist.

(5) Gleicher Interaktionstyp wie (2); hier scheint, wie ev. auch bei (2), die leichte Aggression von Sa auch durch die Frustration, wegen der vor ihren Augen wieder schliessenden Futterlöcher, bewirkt zu sein.

(6) Angeregt durch das zweimalige Löcheröffnen nach Ma's Manipulation, wendet sich Sa jetzt selbst dem "Futterrohr" (Z_1) zu, allerdings nicht mit dem operanten Verhalten, sondern in einem Versuch die "Futterhülle" mit Kiefer- und Zahnkräften zu knacken. Sa hat also (bisher) beim Beobachten von Ma nichts über die richtige "Behandlung" von Z_1 gelernt. Ma ist mit Z_2 beschäftigt. Grundstruktur: M_1 lässt sich von $M_j - Z_a$ zur Beschäftigung mit Z_a anregen, während M_j sich nicht (mehr) mit Z_b beschäftigt.

(7) Gleicher Grundtyp wie (1), aber M_j 's Nähe behindert $M_1 - Z_a$, und M_1 will zu früh schon vom Resultat von $M_j - Z_a$ profitieren, wodurch es dieses unterbricht.

(8) Gleicher Interaktionstyp wie (6) (Sa betrachtet jetzt sogar Fe genau!); zusätzlich: M_1 verhindert durch seine Beschäftigung mit Z_a , dass sich M_j auch (wieder) mit Z_b beschäftigt.

(9) Gleicher Interaktionstyp wie (1), aber diesmal geht Ma ohne Belohnung aus, während Sa ein Futterstück erhält.

(10) Intentionsvariante von (1), für beide ohne Erfolg.

(11) Ma's Interesse wird durch Sa's Beschäftigung mit dem Rohr (Z_1) angeregt, aber sie scheint jetzt genug von Z_1 erhalten zu haben (wahrscheinlich hat sie gesehen und verstanden (!), dass kein Futter mehr im Rohr ist; andere Beobachtungen in dieser Versuchreihe lassen vermuten, dass sie dazu fähig ist.) Grundstruktur: M_1 beschäftigt sich mit Z_a ; M_1 interessiert sich für $M_j - Z_a$, beschäftigt sich aber selbst nicht mit Z_a , wartet nicht auf Resultat von $M_j - Z_a$ (ev. nur Variante von (6)).

(12) Gleicher Interaktionstyp wie (6), Ma beschäftigt sich mit Z_5 , hat Interesse an Z_1 verloren; Ende dieser Interaktion als Sa ebenfalls das Interesse an Z_1 verliert.

Gesamthaft können wir die hier beobachteten Oekosozialinteraktionen also in fünf Interaktions-Kategorien einordnen, deren Grundstrukturen unter (1), (2), (3), (6) und (11) beschrieben sind. Interaktionen vom Typ (1) treten am häufigsten auf, nämlich insgesamt fünfmal, jeweils in leicht verschiedenen Varianten; wir werden diese Interaktionskategorie im nächsten Abschnitt im Inventar als Grundmuster 1.7 wieder antreffen.

Wie steht es nun mit den oben genannten zwei Kriterien zur Prüfung der Vollständigkeit und Systematik eines Inventars: Erfassung aller möglichen Z-Situationen und Erfassung aller möglichen Formen gegenseitiger Beeinflussung und Bezugnahme? Die Prüfung des ersten Kriteriums setzt voraus, dass wir die Umweltsituation Z klar definieren können. Dazu ist ein pragmatischer und ein mehr theoretischer Zugang möglich.

Beim pragmatischen Vorgehen wird während der Beobachtung fortlaufend entschieden, auf welchen Umweltausschnitt die beobachteten Tiere ihr Oekosozialverhalten gerade ausrichten, so wie dies beim oben dargestellten Meerkatzenbeispiel gemacht worden ist. Szenen, wo der Bezug zwischen Verhalten und Umweltausschnitt unklar oder unsicher ist, müssen – soweit sich nicht durch zusätzliche Beobachtungen eine Klärung ergibt – eliminiert werden; ebenso alle Fälle von triadischen Interaktionen, die gesondert betrachtet werden müssen (S. 31). Auf diese Weise lässt sich eine Liste von Umweltsituationen zusammenstellen, die sich durch klar zugeordnete Verhaltensweisen der Tiere charakterisieren lassen. Dabei nehmen wir an, dass die Tiere ähnliche Probleme der "Definition" von Umweltsituationen haben, wie der Beobachter, und dass ihr Verhalten ein Resultat ihrer "Definition", d.h. Wahrnehmung von Z ist. Die Beobachtungen stammen hier meist von Tieren in der natürlichen Gruppensituation und so erhalten wir kein Material über die Möglichkeiten von sozial nicht beeinflusster Umwelt-Perzeption des Einzeltieres. Zudem hängt die Vollständigkeit der Liste von Umfang und Qualität des Beobachtungsmaterial ab.

Hier kann ein stärker theoretisch orientiertes Vorgehen die nötige Zusatzinformation liefern. Dabei gehen wir auch hier von einer "subjektiven" Definitionsweise aus, die sich nach der Z-Wahrnehmung der Tiere, erkennbar an ihrer Reaktionsweise gegenüber der Umwelt, richtet. Es ist unnötig und unmöglich, die Umweltsituation für M_1 und M_j gleichzeitig in "objektiver Weise" zu definieren. Sogar

in einer standardisierten Laborsituation, wo - anders als in der natürlichen Umwelt der Feldsituation - kontrollierte Input-Reize bei den Tieren gleichzeitig gegeben werden können, (vgl. Protokollbeispiel), wird diese Reizsituation sehr wahrscheinlich von M_1 und M_2 verschieden wahrgenommen werden. Für eine konkrete Oekosozialinteraktion muss also Z als bestehend aus Z_a (für M_1) und Z_b (für M_2) betrachtet werden, welche sich unterscheiden oder sich decken können. Da in der natürlichen Gruppensituation eine solche individuelle Z -Definition praktisch kaum möglich ist, müsste eine systematische Aufstellung von theoretisch möglichen individuellen Z -Situationen und (daraus abgeleiteten) Z_a/Z_b -Kombinationen auf experimentell kontrollierten Untersuchungen an Einzeltieren aufbauen.

Da solche Untersuchungen ausserhalb meiner eigentlichen Fragestellung liegen, habe ich mich für meine Klassifizierungen von Z -Situationen einerseits auf das pragmatische Vorgehen und andererseits auf publizierte Beobachtungen zum umweltbezogenen Verhalten gestützt (z.B. Altmann and Altmann 1970, Jolly 1972, Kummer 1971, Menzel 1966, 1969, 1974). Drei unterschiedlich detaillierte, aber vollständige Z -Klassifizierungen sind in Tabelle III zusammengestellt. Wieweit die Aufgliederung von Z -Kategorien gehen soll, hängt natürlich von der Fragestellung der Untersuchungen ab, denen sie dienen sollen. Ich werde hier nur die Klassifizierung b) weiterverwenden, um eine Matrix von theoretisch möglichen Oekosozialinteraktionen zu erstellen (vgl. Kap. 3.3). Die anderen beiden Einteilungen markieren die zwei Endpunkte eines Kontinuums von aufgliedernder Umweltwahrnehmung, bzw. Umweltbehandlung durch einen Primaten. Einteilung a) entspricht möglicherweise einer frühesten ontogenetischen Stufe der Umweltwahrnehmung ("approach/withdrawal", vgl. Schneirla 1959). Einteilung c) bietet zwar die grösste Genauigkeit, enthält aber dadurch so viele Kategorien, dass eine Liste aller möglichen Z_a/Z_b -Zweierkombinationen - wie sie bei den Oekosozialinteraktionen von zwei Tieren vorkommen können - bereits unübersichtlich wird. Geht es dann darum in einem nächsten Schritt alle möglichen Oekosozialinteraktionen für jede Z_a/Z_b -Kombination festzustellen, so wird eine so detaillierte Z -Klassifizierung vollends unpraktikabel. Für die Erstellung eines Inventars von Interaktions-Grundmustern (Kap. 3.2) werde ich keine detaillierten Z -Klassifizierungen verwenden, sondern nur zwischen Kombinationen von gleichartigen Z_a/Z_b und Kombinationen von verschiedenartigen Z_a/Z_b unterscheiden.

Tabelle III:

Verschiedene Klassifizierungen für Z (nach "subjektiven Kriterien", d.h. vom umweltbezogenen Verhalten eines Individuums her: vgl. Text).

a) einfachste Klassifizierung

Z_1 - Umweltkomponenten, welche gesucht und/oder angenähert/aufgesucht werden. (approached)

Z_2 - Umweltkomponenten, welche gemieden werden und/oder vor denen man sich zurückzieht oder gar flieht. (withdrawn from)

b) Klassifizierung von praktikabler Detaillierung

Z_1 - Umweltkomponenten (U.), die zum Fressen/Trinken gesucht, aufgesucht, gehalten, bearbeitet, getragen werden.

Z_2 - U. die zum Spielen, Manipulieren, "Behandeln" aufgesucht werden.

Z_3 - U., die vorsichtig-fluchtbereit angeschlichen, beobachtet und erkundet werden.

Z_4 - U., die nur (auf Distanz) beobachtet werden und/oder die man nicht näher beachtet.

Z_5 - U., vor denen man ausweicht, zurückweicht, warnt oder flieht.

Z_6 - U., gegen die man droht, imponiert, die man bekämpft und vertreibt.

c) detaillierteste Klassifizierung

Z_1 - wird in normalem Gehtempo angenähert.

Z_2 - wird rennend angenähert.

Z_3 - wird vorsichtig angeschlichen und beobachtet.

Z_4 - wird vorsichtig fluchtbereit erkundet.

Z_5 - wird "besetzt" mit drauf sitzen.

Z_6 - wird getragen (ist kein Futter).

Z_7 - wird (spielerisch) bearbeitet mit Hand, Fuss, Mund und dazwischen gehalten (kein Futter).

Tabelle III: (Fortsetzung)

- Z₈ - wird mit viel Kraftaufwand behandelt (schütteln, schlagen, werfen, stampfen auf Substrat oder Objekt).
- Z₉ - wird als Futter gesammelt und von Substrat abgelöst, bzw. abgebrochen.
- Z₁₀ - wird als Futter verfolgt und gepackt.
- Z₁₁ - wird als Futter gehalten und behandelt, zubereitet.
- Z₁₂ - wird als Futter getragen (Hand oder Mund).
- Z₁₃ - wird als Futter gefressen.
- Z₁₄ - davon wird Flüssigkeit getrunken.
- Z₁₅ - wird liegen/fallen-gelassen und nicht weiter beachtet.
- Z₁₆ - davon entfernt man sich in normalem Gehtempo.
- Z₁₇ - davon rennt man gerichtet weg (entfernere Gefahr).
- Z₁₈ - davor springt man erschreckt zurück (nahe Gefahr).
- Z₁₉ - wird mit Schreckruf, Alarmruf beobachtet.
- Z₂₀ - wird mit Erregungslaut beobachtet.
- Z₂₁ - wird mit Kontaktlaut beobachtet.
- Z₂₂ - wird aus Distanz beobachtet (ev. von Ausguckpunkt).
- Z₂₃ - wird mit "display" und Distanzruf adressiert.
- Z₂₄ - wird verteidigend bekämpft.
- Z₂₅ - wird angegriffen und vertrieben.

Die zweite, eingangs erwähnte Dimension, nach welcher das empirische Material zum Oekosozialverhalten eingeteilt, systematisiert und auf Vollständigkeit geprüft werden kann, betrifft die Formen der Beeinflussung und Bezugnahme zwischen M_i und M_j . Dabei ist es sinnvoll, wie am selben Ort dargelegt wurde, dass die Kategorienbildung primär nach der bestehenden Differenzierung zwischen M_i und M_j (Übereinstimmungsgrad, Bezugnahme) im Verhalten gegenüber Z erfolgt, und erst sekundär (innerhalb der primären Kategorien) nach den Differenzierungsmechanismen. Hier kann nun eine System-Betrachtungsweise angewandt werden, indem wir uns fragen, welche Formen des Zusammenhandelns und der Beeinflussung ganz allgemein zwischen zwei Komponenten eines lebenden Systems vorkommen können.

Eine Zusammenstellung dieser theoretisch möglichen Formen findet sich in Tabelle IV. Dabei habe ich drei Einteilungskriterien angewendet: das zeitliche Muster der Aktivitäten von M_i und M_j gegenüber Z (A, B, C), die Art des Zusammenwirkens dieser beiden Aktivitäten, bzw. der Wechselwirkung zwischen aktivem und passivem Partner (a, b, c), sowie die funktionelle Gleichartigkeit, bzw. Verschiedenheit des Z-gerichteten Verhaltens; bei vollständiger Kombination aller drei Kriterien ergeben sich 18 generelle Kategorien von Oekosozialinteraktionen in lebenden Systemen. Statt den hier pauschal unterschiedenen Differenzierungsmechanismen (a, b, c) können in einzelnen Fällen spezifische Differenzierungsprozesse vorliegen, was eine weitere Unterteilung ergibt; dabei ist zu beachten, dass während des Differenzierungsprozesses das zeitliche Aktivitätsmuster anders sein kann als nachher (vgl. S. 36).

Es ist nicht zu erwarten, dass sich zu allen diesen theoretischen Möglichkeiten bei den Primaten Beobachtungsbeispiele finden, aber dieser Raster ermöglicht uns doch, die beobachteten Verhaltensformen einigermaßen systematisch zu ordnen. Dabei ist entsprechend den kognitiven Fähigkeiten der Primaten unter den Differenzierungsmechanismen besonders auf die verschiedenen, auch komplexen Lernvorgänge zu achten.

Tabelle IV: Theoretisch mögliche, generelle Formen des Zusammenhandelns von zwei Mitgliedern eines lebenden Systems.

A	M_i und M_j interagieren beide gleichzeitig aktiv mit Z, während einer Teildauer oder Gesamtdauer der Interaktionsszene (vgl. S. 35).
A.a	M_i und M_j verstärken sich, aber ergänzen sich nicht in ihrer Aktivität gegenüber Z.
A.b	M_i und M_j ergänzen sich in ihrer Wirkung auf Z.
A.c	M_i und M_j behindern sich in ihrer Aktivität gegenüber Z.
B	M_i und M_j wechseln sich (ev. mehrmals) ab als aktiver, bzw. passiver Partner gegenüber Z, wobei während der Gesamtdauer der Szene nie beide gleichzeitig aktiv sind.
B.a,B.b,B.c	gleiche Einteilung wie unter A.

Bei A und B können die Interaktionskategorien ausserdem danach unterschieden werden, ob M_i und M_j jeweils funktionell gleichartiges oder verschiedenartiges Verhalten gegenüber Z zeigen.

C	Nur M_i interagiert aktiv mit Z und M_j bleibt während der Gesamtdauer der Szene passiv gegenüber Z.
C.a	M_j verstärkt M_i in seiner Aktivität gegenüber Z.
C.b	M_j behindert M_i in seiner Aktivität gegenüber Z.
C.c	M_j beeinflusst M_i qualitativ in seiner Aktivität gegenüber Z.

Auch hier könnte danach unterschieden werden, ob M_i und M_j eine funktionell gleichartige oder verschiedenartige Perzeption von Z zeigen; das lässt sich zwar für M_i nicht in der Interaktionsszene selbst feststellen, aber eventuell in anderen Interaktionen von M_j mit diesem Z.

D	Weder M_i noch M_j interagieren aktiv mit Z während der gesamten Szenendauer.
---	---

Diese theoretische Möglichkeit, bei der sich M_i und M_j gegenseitig blockieren, ist nur dann auch praktisch interessant, wenn (in einer Dreierbeziehung oder Gruppe) dadurch der Weg frei wird für die Aktivität eines Dritten (M_k) gegenüber Z (vgl. Kap. 3.5).

3.2 Ein Inventar der Grundmuster von Oekosozialinteraktionen von Primaten

Nach den im letzten Abschnitt dargelegten Kriterien wurde nun ein Katalog von nicht-überlappenden Grundkategorien von Oekosozialinteraktionen zusammengestellt, von denen jede mindestens bei einer (hier berücksichtigten) Primatenart in einer Z_a/Z_b -Situation beobachtet worden ist (Tab. V). Dabei habe ich für die Charakterisierung der Z_a/Z_b -Situation die einfachste Möglichkeit gewählt, mit der sich das Gesamtspektrum abdecken lässt. Es wurden nur die zwei grundlegenden Kombinationsmöglichkeiten unterschieden: Die Möglichkeit, dass M_i die Umweltsituation gleichartig wie M_j perzipiert (" $Z_a \approx Z_b$ ") gegenüber der Möglichkeit, dass M_i die Umweltsituation qualitativ nicht gleichartig perzipiert wie M_j (" $Z_a \neq Z_b$ "). In der Beobachtungs-praxis mag es nicht in jedem Fall möglich sein, diese Unterscheidung klar zu treffen; die Einteilung dient v.a. der Uebersichtlichkeit bei einfacher Erfassung aller Z_a/Z_b -Kombinationen. " $Z_a \approx Z_b$ " bedeutet nicht völlige Identität der Umweltwahrnehmung der beiden Mitglieder, aber sie sollten funktionell gleichartiges Verhalten auf denselben Objekttyp in ihrer gemeinsamen Umwelt richten. So zeigen im Beispiel auf S. 37/38 Samanga und Maja durch ihr Verhalten gegenüber dem Plastikrohr mit seinen "Futterlöchern", dass sie es beide als einen Futterbehälter, bzw. -verberger wahrnehmen, auch wenn sie nicht gleichermassen damit umgehen können (und vielleicht auch nicht gleichviel Hunger haben). " $Z_a \approx Z_b$ " kann aber z.B. auch eine von beiden Mitgliedern erkannte Gefahr sein, oder ein beiden unbekanntes Objekt. Je nachdem in welcher konkreten Z_1/Z_2 -Kombination ein solches Grundmuster auftritt, kann es in recht verschiedenen Ausprägungen realisiert sein.

In Tabelle V sind 19 Grundmuster aufgeführt, wovon sich aber nur 16 nach unseren Kriterien klar unterscheiden. In drei Fällen kommt ein Muster sowohl in Typ 1 - wie in Typ 2 - Situationen vor: Muster 1.1 und 2.1, 1.5 und 2.5, sowie 1.8 und 2.8 scheinen nach gleichem Mechanismus und mit gleicher Differenzierungswirkung zu funktionieren. In zwei Grundsituationen sind die Muster in Typ 1 und Typ 2- Situationen zwar ähnlich, aber im Mechanismus sehr wahrscheinlich verschieden (Muster 1.7 und 2.7, sowie Muster 1.9 und 2.9).

Tabelle V:

Katalog von Grundmustern der Oekosozialinteraktion
(Symbolerklärung S. 29, Systematisierungskriterien S. 44)

Typ 1-Situationen (" Z_a Z_b " Z wird von M_i und M_j gleichzeitig wahrgenommen; diese sind sich deshalb in " Z_{Ziel} " und Motivation ähnlich. Z kann im Raum verteilt oder ausgedehnt sein, solange es von M_i und M_j gleichzeitig wahrgenommen werden kann (weitere Erklärungen im Text).

Typ 2-Situationen (" Z_a Z_b " Z wird von M_i und M_j verschieden (als Z_a und Z_b) wahrgenommen; das kann verschiedene Ursachen haben, z.B. Unterschiede im Wissen über Z . M_i und M_j haben deshalb verschiedene " Z_{Ziele} " und Motivationen. Z_a und Z_b können lokalisiert (als verschiedene Aspekte desselben Objekts) oder im Raum verteilt sein (z.B. in unterschiedliche Richtungen liegend).

Grundmuster in Typ 1-Situationen:

- 1.1 M_i und M_j stimulieren sich gegenseitig in ihrem gleichartigen Verhalten gegenüber Z ; ohne gegenseitige Behinderung oder Koordination (vgl. 1.2).
- 1.2 Gleichzeitiges, aufeinander abgestimmtes, nicht-kompetitives Verhalten von M_i und M_j gegenüber demselben Z (das nicht weit verteilt ist).
- 1.3 Gegenseitige Beeinträchtigung und Behinderung zwischen M_i - Z und M_j - Z , ohne Ausschluss eines Partners von Z . Kann mit 1.1 kombiniert werden.
- 1.4 M_i und M_j wechseln sich in schneller Folge in ihrem gleichartigen Verhalten gegenüber Z ab.

Grundmuster in Typ 2-Situationen:

- 2.1 M_i - Z stimuliert bei M_j welches mit anderer Aktivität beschäftigt ist, gleichartiges M_i - Z -Verhalten, das aber M_j - Z weder behindert, noch mit diesem auf gemeinsame Wirkungen abgestimmt ist; führt zu Typ 1-Situationen.
- 2.2 M_i und M_j tolerieren ihr unterschiedliches Verhalten gegenüber Z_a bzw. Z_b (was zu ihrer vorübergehenden Trennung führen kann). Durch gegenseitige Hemmung des gleichen Verhaltens beim anderen Partner wird ihr Aktivitäts-Unterschied eventuell verstärkt.
- 2.3 M_i verstärkt, durch seine Anwesenheit und Interaktionen mit M_j , dessen explorative Aktivität gegenüber Z_b in genereller Weise. M_i - Z_a unterscheidet sich von der M_j -Aktivität.

Tabelle V:
(Fortsetzung)

Grundmuster in Typ 1-Situationen:	Grundmuster in Typ 2-Situationen:
1.5 Der Zugang von M_i (dominanter Partner) zu Z wird entweder (ohne Auseinandersetzung) von M_j respektiert oder wird von M_j (wieder-)hergestellt mittels aggressiver Intervention gegen M_i-Z. Die Präsenz von M_i verstärkt oft M_j in seiner Z-gerichteten Aktivität. M_j kann versuchen seinen Ausschluss von Z mit verschiedenen Taktiken zu vermindern; dies führt zu Ubergangsformen zu den Mustern 1.3, 1.4, 1.7 und 1.8. Wenn sich M_i anderen Z zuwendet, entsteht eine Typ 2-Situation.	2.4 M_i verhindert (durch Verstecken von Z, Verzichten auf M_i-Z_a, Ablenken), dass seine zusätzliche Information über Z zu M_j gelangt; M_j verhindert also, dass sich die Z-Wahrnehmung von M_j von Z_b zu Z_a verändert.
	2.5 In Anwesenheit von M_i (dominanter Partner) verzichtet M_j entweder auf Z_b-gerichtete Aktivität oder dies wird von M_j mittels (aggressiver) Intervention gegen M_i-Z_b durchgesetzt. M_j zeigt nicht unbedingt Z_a-gerichtetes Verhalten.
1.6 Die Priorität von M_i bei Z (als dem Mitglied, das zuerst mit Z interagierte), wird entweder (ohne Auseinandersetzung) respektiert oder (wieder-)hergestellt durch intensiver- ausdauerndere M_i-Z-Aktivität und zunehmende Hemmung des weniger aktiven M_j (auch wenn M_j über M_i dominant ist). Die Präsenz von M_i verstärkt oft M_j in seiner Z-gerichteten Aktivität. Ubergänge sind möglich zu den Mustern 1.3, 1.4, 1.7 und 1.8 sowie zu Typ 2-Situationen wie bei Muster 1.5.	2.6 Durch sein intensiveres und ausdauernderes Verhalten (gegenüber Z_a) kann M_j auf M_i so einen Einfluss ausüben, dass er sein eigenes Verhalten (gegenüber Z_b) aufgibt und sich M_i-Z_a anschliesst. Ausgangspunkt kann ein Motivations- oder Informationsunterschied zwischen M_i und M_j sein. Ubergänge sind möglich zu den Mustern 2.8, 1.8 und 1.7.

Tabelle V:
(Fortsetzung)

Grundmuster in Typ 1-Situationen:		Grundmuster in Typ 2-Situationen:	
1.7	M_i beobachtet die M_i -Z-Interaktionen und richtet seine Aufmerksamkeit auf die erwarteten Wirkungen des M_i -Z-Verhaltens. M_i 's Anwesenheit kann M_i -Z verstärken, aber M_i zeigt kein spezifisch verstärkendes oder hemmendes Verhalten gegenüber M_j . Kann mit Muster 1.5 oder 1.2 abwechseln.	2.7	Durch Initiieren von Z_a -gerichteter Aktivität und/oder Lokomotion kann M_i M_j so beeinflussen, dass dieser sein Z_b -gerichtetes Verhalten aufgibt und seine Aufmerksamkeit auf M_i -Z richtet, sich M_i -Z _a nähert, oder hinter M_i nachfolgt.
1.8	M_i verstärkt und aktiviert eine spezifische M_i -Z-Aktivität, welche sich von M_i -Z unterscheidet. Dazu können mehrere Verhaltensmechanismen dienen, aber meist werden spezifische, auslösende und stimmende Reize eingesetzt.	2.8	M_i beeinflusst durch spezifische Signale (stimmende und auslösende Reize) M_j so, dass dieser Aufmerksamkeit, Motivation und Aktivität von Z_b zu Z_a verschiebt. Führt oft zum Muster 1.8, 1.2 oder 1.1.
1.9	Das M_i -Z-Verhalten vermittelt Informationen an M_j , wie dieser Interaktionen mit Z neu gestalten könnte, und M_j imitiert das Vorbild M_i -Z.	2.9	M_i vermittelt durch seine Z_a -gerichtete Aktivität Information an M_j , welche zu einer anhaltenden Veränderung von M_j 's Z-Wahrnehmung führt (von Z_b zu Z_a). Z_a und Z_b sind verschiedene Wahrnehmungen desselben Objekts. Führt zu Typ 1-Situationen.
1.10	M_i vermittelt durch (nichtaggressives) Interferieren mit M_j -Z-Information an M_j , wie dieser seine Interaktionen mit Z neu gestalten könnte.		

Ein Vergleich dieser Klassifizierung mit den oben (Tab. IV.) zusammengestellten generellen Interaktionskategorien soll nun die Einteilungslogik von Tab. V sichtbar machen. Die Grundmuster in der linken Kolonne (Typ 1-Situationen) sind in der Reihenfolge der generellen Kategorien aufgeführt: 1.1 bis 1.3 entsprechen A.a bis A.c, 1.4 entspricht B (ohne Unterscheidung verschiedener Mechanismen), und 1.5 bis 1.8 entsprechen C.a bis C.c (wobei C.a mit zwei Mechanismen vorkommt: 1.5 und 1.6). Bei den Grundmustern 1.9 und 1.10 handelt es sich um zwei besondere Differenzierungsmechanismen (Formen sozialen Lernens), durch welche eine Situation der Kategorien A.a oder A.b entsteht; während des Differenzierungsprozesses liegt aber hier (wie in umgekehrter Weise z.T. bei den Grundmustern 1.5, 1.6 und 1.7) ein anderes zeitliches Muster der Aktivitäten (C) von M_i und M_j gegenüber Z vor (vgl. S. 44). In der rechten Kolonne von Tab. V ist die Parallele zur Tab. IV nicht so klar. In mehreren Mustern (2.5 bis 2.9) kann ein Uebergang vom einen zeitlichen Aktivitätsmuster zum anderen stattfinden: bei 2.5 bis 2.7 ein Uebergang von A - zu C - Kategorien und bei 2.8 und 2.9 von C - zu A - Kategorien. In einem anderen Fall (2.4) kann sowohl eine A - wie eine C - Kategorie vorliegen (mit dem gleichen Differenzierungsmechanismus). Weiter finden wir Interaktionen der Kategorie A.a beim Grundmuster 2.1, der Kategorien A.a und A.b beim Grundmuster 2.2, sowie schliesslich das Grundmuster 2.3 als Kategorie C.a.

Im folgenden werden die einzelnen Grundmuster des Inventars (in der Reihenfolge ihrer Numerierung in Tab. V) ausführlich besprochen; dabei stelle ich, soweit das möglich ist, den Zusammenhang her mit bereits bestehenden Einteilungen und Klassifizierungen der hier untersuchten Differenzierungsmechanismen und Interaktionsformen. Für jedes Muster führe ich Beispiele auf, womöglich aus verschiedenen Z_a/Z_b -Situationen; gleichzeitig weise ich auf die möglichen Funktionen dieser Oekosozialverhalten (für einen oder beide beteiligten Partner) hin. Da die Grundmuster nicht funktionell definiert sind, sondern nach Kriterien der Form und ihrer Entstehung (Differenzierungsmechanismen), kann ein Muster verschiedene Funktionen haben und mehrere Muster können dieselbe Funktion haben (siehe auch S. 65).

Zu den Verhaltensbeispielen ist noch anzumerken, dass hier kein vollständiger Ueberblick über Vorkommen, Varianten und Häufigkeit der einzelnen Grundmuster

in verschiedenen Kontexten und bei verschiedenen Primatenarten gegeben werden soll und kann. Insbesondere war es nicht möglich, alle publizierten Verhaltensbeschreibungen von Primaten im Detail nach diesen Grundmustern des Oekosozialverhaltens zu durchsuchen. Zudem hat jeder Beobachter das Verhalten gemäss seinen Interessen und Fragestellungen beschrieben, und deshalb oft Interaktionsformen aus dem hier dargelegten Inventar nicht besonders beachtet. (Zur Verbreitung der Grundmuster: vgl. Kap. 3.3.)

Muster 1.1/2.1:

Der Differenzierungsmechanismus dieser Muster ist als "soziale Erleichterung" für viele soziallebende Tiere bekannt ("social facilitation", Thorpe 1963). Muster 1.1 entsteht dabei aber nur, wenn die Z-Situation eine gleichzeitige Aktivität von M_i und M_j ohne gegenseitige Behinderung erlaubt. Es findet dabei keine Veränderung des Z-gerichteten Verhalten durch soziales Lernen statt. Dies grenzt dieses Muster von den anderen Mustern in Typ I-Situationen ab; soziale Erleichterung kann auch bei anderen Mustern beteiligt sein, so v.a. bei den Mustern 1.2, 1.3 und 1.9. Da meist ein Tier (M_j) zuerst aktiv ist, und dadurch M_i zur gleichen Aktivität stimuliert, lässt sich hier keine scharfe Grenze zu Typ 2-Situationen ziehen; deshalb bespreche ich 1.1 und 2.1 zusammen. Grundmuster 2.7 unterscheidet sich von 2.1, weil dort M_j zwar seine Aufmerksamkeit auf M_i - Z_a richtet, aber nicht direkt zu gleichem M_j - Z_a - Verhalten stimuliert wird.

Die Weisskehlmeerkatzen haben das Grundmuster 1.1/2.1 beim Fressen (soweit von der Futtermittelverteilung her möglich), beim Trinken und bei der Reaktion auf Gefahrenreize gezeigt. Auch beim Erkunden unbekannter Objekte war das Muster zu beobachten, allerdings nicht bei allen Tieren und nicht in allen Fällen (vgl. Kap. 5.3). Besonders interessant sind die Fälle, wo ein Tier der Gruppe im Einzelkäfig - ohne Sichtkontakt, aber mit Hörkontakt - von den anderen abgetrennt war: bei allen so abgetrennten Tieren beobachtete ich, dass sie durch das charakteristische Geräusch beim Lecken eines Tieres am Trinkflaschen-Röhrchen sehr oft selbst zum Trinken aktiviert wurden; seltener wirkte auch umgekehrt dieses Trinkgeräusch des abgetrennten Tieres auf seine Gruppengenossen im Gemeinschaftskäfig aktivierend (vermutlich weil letztere mehr andere Reize und Beschäftigungsmöglichkeiten hatten). Diese Beobachtung zeigt erstens, dass nicht nur "instinktives", sondern auch gelerntes Verhalten (Trinken von der Flasche) sozial erleichtert werden kann, und zweitens, dass dazu die vom Partnerverhalten ausgehenden akustischen Reize - stellvertretend für die Gesamtgestalt von M_j-Z - genügen kann. Eine vergleichbare Beobachtung beschreiben Hall and Goswell (1964, p. 65) für geräuschvolles Holzkauen bei Patasaffen in Gefangenschaft. Funktionell kann dieses Muster zu einer erhöhten Wirksamkeit und Effektivität der Aktivität beider Mitglieder führen.

Muster 1.2:

Diese Interaktionsform kann als Simultankooperation bezeichnet werden; ich habe den funktionellen Begriff der Kooperation in der Definition des Musters in Tab. V vermieden, da er meist in einem weiteren Sinn gebraucht wird (vgl.

Crawford 1937, Fady 1970, Wilson 1975). Als kooperatives Verhalten werden manchmal auch Interaktionsmuster bezeichnet, welche formal unterschieden werden müssen (Muster 1.1, 1.4, 1.8, 2.2, 2.4), und welche je nach Z-Situation auch ohne Kooperationswirkung auftreten können. Die möglichen Funktionen des Musters 1.2 sollen durch die folgenden Beispiele verdeutlicht werden.

Bei den Weisskehlmeerkatzen konnte ich nur eine unvollständige Variante dieses Interaktionsmuster beim gemeinsamen, vorsichtigen Annähern und Distanzerkunden von gefährlich-erscheinenden, unbekannten Objekten (dickes Taustück, grosser gelber Plastiksack u.a.) beobachten: hier beachteten die Tiere jede ihrer Bewegungen gegenseitig ganz genau, und koordinierten auf diese Weise ihr "Vorrücken" gegenüber Z; dies führte aber nicht zu einer gemeinsamen koordinierten Einwirkung auf Z (vgl. Kap. 5.3, S. 150)

Von verschiedenen Affenarten kennt man auch koordinierte Einwirkungen auf gemeinsame Bedrohungen: fremde Gruppen und, in gewissen Fällen, Raubtiere (Crook 1971, Kummer 1971). Bewegungskoordination beim gemeinsamen Suchen nach Jagdbeute (v.a. junge Antilopen) ist bei einer Paviangruppe beobachtet worden (Harding and Strum 1976, Strum 1975 a,b) während Schimpansen beim gemeinsamen Jagen noch weitergehend koordiniertes Verhalten (Einkreisen, Fluchtwegabschneiden) zeigen (Lawick-Goodall 1971, Teleki 1973). Verschiedentlich wurde auch versucht, durch geeignete Experimente kooperatives Verhalten von Primaten bei der Futterbeschaffung zu provozieren (z.B. Beck 1973 b, Burton 1977, Fady 1972); während es für Affen aber bisher nicht gelungen ist, Simultankoordination vom Muster 1.2 im Futterkontext nachzuweisen, war dies für Schimpansen (Crawford 1937) möglich (vgl. auch Muster 1.8/2.8).

Muster 1.3:

Dieses Interaktionsmuster kommt zustande, wenn die Z-Verteilung eine gemeinsame Nutzung durch M₁ und M₂ - die sich oft noch gegenseitig in ihrer Aktivität stimulieren (Muster 1.1) - nur unter gegenseitiger Behinderung möglich macht, und wenn die Interaktionen zwischen M₁ und M₂ nicht dazu führen, dass einer der beiden sein Z-gerichtetes Verhalten aufgibt. Die Abgrenzung gegenüber dem Muster 1.1 ist nicht ganz scharf, da sie von der Definition der "gegenseitigen Behinderung" abhängt. M₁ und M₂ können bei diesem Muster sowohl schwach-aggressive Auseinandersetzungen zeigen als auch gegenseitige Behinderung durch ihr Z-gerichtetes Verhalten, ohne sich direkt gegeneinander zu richten. Wilson (1971) hat letzteres als "scrambling competition" von aggressivem, direkt gegeneinander gerichtetem Konkurrenzverhalten unterschieden, und auf dessen weite Verbreitung im Tierreich hingewiesen. Für die Primaten scheint mir die hier vorgeschlagene Einteilung praktikabler, da sich mit ihr auch spielerische Auseinandersetzungen um Z, wo oft Wechsel zwischen "scrambling" und (spielerischen) Aggressionen in einer Szene vorkommen, in einer Kategorie erfassen lassen.

Damit ist auch schon der häufigste Kontext angegeben, in dem ich dieses Oekosozialverhalten beobachtet habe: gemeinsame Exploration von Jungtieren (vgl. Kap. 5.3). Beim Fressen (Z = Futter) habe ich Muster 1.3 bei den Weisskehlmeerkatzen nicht gesehen, da sie kleine, "handliche" Futterstücke erhielten und

beim Fressen immer Abstände wahrten, die keine gegenseitige Behinderung zuließen. Das scheint auch beim gemeinsamen Fressen im Freiland das übliche Verhalten zu sein (Jolly 1972, Kummer 1971), wobei die Abstandsregulierung nur relativ selten durch aggressives Verhalten erfolgen muss (vgl. Muster 1.5). Bei sehr grossen Futterstücken wäre denkbar, dass mehrere Affen von verschiedenen Seiten her daran fressen und sich dabei gegenseitig behindern, aber nicht vertreiben; mir ist keine Beschreibung solcher Szenen bekannt. Für Primaten mit ihrem überwiegend pflanzlichen, in kleinen Stücken verteilten Futter wären das sicher Ausnahmefälle, während ein solches Oekosozialverhalten für "Grosswildjäger" wie die sozialen Caniden zum normalen Fressen gehört. Schliesslich kann "scrambling" auch bei einer Massenflucht vorkommen. Funktionell resultiert Muster 1.3 in einem Kompromiss der Z-Nutzung, bzw. Z-Vermeidung zwischen M_i und M_j .

Muster 1.4:

Diese Interaktionsform könnte als eine Variante von aufeinander abgestimmtem, nicht-kompetitivem Verhalten gegenüber Z (Muster 1.2) beschrieben werden. Ich führe es wegen dem besonderen Differenzierungsmechanismus als eigene Kategorie auf: alternierende, gleichartige Aktivität gegenüber Z setzt vorübergehende Hemmung des jeweils Nicht-Aktiven voraus. Das beim Muster 1.2 über den Zusammenhang mit kooperativem Verhalten gesagte gilt auch hier; Kooperation mit gegenseitiger Hilfe und Verstärkung der Wirksamkeit gegenüber Z kann bei diesem Muster als Sukzessivkooperation entstehen. Es ist aber auch ein Kompromiss der Z-Nutzung (ohne Kooperation) möglich.

Auch dieses Grundmuster scheint bei Primaten eher selten vorzukommen. Bei den Meerkatzen habe ich es nur in einigen Szenen beobachtet, wo die Jungtiere sich gemeinsam mit einem grösseren, unbekannten Objekt in ihrem Käfig (Meriones in befestigtem Makrolonkäfig) beschäftigten (vgl. Kap. 5.3). Bei freilebenden Mantelpavianen kann es beim gemeinsamen Trinken an einem kleinen Wasserloch vorkommen, wo nur ein Tier aufs Mal trinken kann (Sigg, pers. Mitt.).

Muster 1.5/2.5:

Dieses Grundmuster, als Dominanzinteraktionen bekannt, ist in vielen Kontexten und bei vielen Arten (nicht nur Primatenarten) beschrieben worden. Eine Aufzählung von Beispielen ist hier unnötig. Meist wird besonders das Verhalten zur Durchsetzung (und Wiederherstellung) des Vorranges des Dominanten (M_i) registriert, also der Differenzierungsprozess, seltener auch das Respektieren eines Vorranges von M_i durch M_j ohne Auseinandersetzung, also das "Produkt".

Ich bespreche hier die Muster 1.5 und 2.5 zusammen, da sie auf dem gleichen Mechanismus des Inferioren beruhen, und weil bei beiden ein Aktiv-Passiv-Muster gegenüber Z entsteht. Es muss an dieser Stelle aber an die Unterscheidung zwischen Interaktionen und Beziehungen erinnert werden (S. 33); eine Beziehung zwischen einem dominanten und einem inferioren Primaten ist im allgemeinen noch durch eine ganze Reihe anderer Interaktionsmuster (neben den Mustern 1.5 und 2.5) gekennzeichnet (vgl. Kap. 4) und das Grundmuster 1.5 ist nicht immer das beste Rangkriterium (Bernstein 1970).

In Gefangenschaft kann die Hemmung des Inferioren (M_i) "unter den Augen" des Dominanten (M_d) weit über die Situation der direkten Auseinandersetzung um Z hinausgehen; M_i verzichtet nicht nur auf Z -gerichtetes Verhalten in der Nähe von M_d - Z_a , sondern vermeidet jedes Verhalten, das M_d irgendwie provozieren könnte.

So zeigte in der Meerkatzengruppe das alte, inferiore Weibchen Linda (Tab.I) durch sein Verhalten während Perioden von Gruppenspannungen, dass es ständig bereit war, zu flüchten und erwartete, angegriffen und gejagt zu werden (v.a. vom subadulten Männchen Chico und den beiden anderen Adulten). Die Hemmung der Z -gerichteten Aktivitäten ging so weit, dass Linda als einziges Tier der Gruppe eine einfache Aufgabe mit Futterbelohnung (vgl. Szenenprotokoll im Kap. 3.1, S. 37) nicht lernte, weil sie durch Drohverhalten, überwachende Blicke und unruhiges Hin- und Hergehen der im anderen Käfigteil abgetrennten Tiere zu stark gestört wurde.

Funktionell resultiert in den meisten Fällen beim Interaktionsmuster 1.5 ein Privileg für M_i bei der Z -Nutzung; in besonderen Z_a -Situationen kann es für M_i vorteilhaft sein, von Z_a ausgeschlossen zu sein, nämlich wenn das umstrittene Z eine Gefahr birgt, z.B. wenn Z_a ein begehrtes Futterstück in einer Affenfalle oder gar ein vergiftetes Futterstück ist. Letzteres gilt besonders beim Muster 2.5, wo die Hemmung oder Unterdrückung vom M_d - Z_b durch den dominanten M_i einen Schutz des M_i vor Gefahrenaspekten von Z_b bilden kann, die M_i nicht bekannt sind. So wurde beobachtet, dass adulte Savannenpavianmännchen "ahnungslose" Juvenile von einer geköderten Falle (Maxim and Buettner-Janusch 1963) und von drogenversetzten Früchten (Fletemeyer 1978) wegdrohten. Ebenso gibt es verschiedene Beobachtungen, wie Affenmütter ihre Kinder (gegen deren Bestrebungen) vor unbekannten oder gefährlichen Objekten und Situationen zurückhalten (z.B. Menzel 1966); Stephenson (1967) hat solches Verhalten in einer experimentellen Situation zwischen juvenilen, männlichen Rhesusmakaken beschrieben.

Der ausgeschlossene Partner M_i kann bei diesem Interaktionsgrundmuster verschiedene Verhaltensweisen oder "Taktiken" zeigen, um doch einen kleinen Anteil an der Z -Nutzung zu erhalten. (In den folgenden Beispielen bespreche ich Typ 1 - Situationen, wobei Z ein von beiden begehrtes Futter ist.) Für Untersuchungen, die besonders das Ausmass des Tolerierens von M_i durch einen dominanten M_d (oder einen "Besitzer"- M_d beim Muster 1.6) betreffen, kann natürlich das Grundmuster 1.5 oder 2.5 nach solchen Taktiken weiter unterteilt werden.

Bei den Weisskehlmeerkatzen habe ich insgesamt vier "Taktiken des Inferioren" beobachten können, wovon eine die Anwesenheit mindestens eines weiteren (tiefgrängigen) Tieres voraussetzt.

Wenn das Futter zwar im überwachten Bereich des (dominanten) M_d liegt, aber nicht direkt in dessen Reichweite, kann M_i versuchen, sich mit einem raschen Vorstoss einen Z -Anteil zu greifen, um sich damit wieder aus dem bewachten Bereich zurückzuziehen, bevor M_d eingreifen kann. Insbesondere das juvenile Weibchen Maja entwickelte sich (ab etwa 1 1/2-jährig) zur Spezialistin für

blitzschnelle Aktionen dieser Art. Ein zweiter oft beobachteter Verhaltensablauf bestand in langsamer, vorsichtiger Annäherung von M_1 an M_1 -Z, immer bereit jeder M_1 -gerichteten Reaktion von M_1 sofort auszuweichen. Dabei zeigte M_1 je nach Individuum und Gesamtsituation verschiedene Formen der Annäherung; die Skala reichte vom klar auf Z gerichteten Anschleichen (vgl. Maja im Protokoll auf S. 37/38), über ein wie zufälliges Näherrücken an Z bei (scheinbar) intensiver Beschäftigung mit etwas "Unverdächtigem" (Käfig, Spielzeug, Zimmerumwelt), bis zu Ablenkungsdrohen gegen ein tiefrangiges M_k , sobald M_1 hinschaut. Die letzte Variante hat das q -adult Samanga (gerade vor Ende der Beobachtungszeit) möglicherweise zu einer besonderen "Tarnungsangriff-Taktik" weiterentwickelt. Aus einem heftigen Angriffslauf auf Pablo (vgl. Tab. I) heraus landete sie einmal wie zufällig bei einem Futterhaufen im Ueberwachungsbereich von Chico (damals schon neues α - δ) und begann, nach Kontrollblick auf den unachtsamen Chico, sofort zu fressen, wurde aber kurz darauf von Chico wieder vertrieben; knapp 10 Minuten später beobachtete ich nochmals einen fast gleichen Szenenablauf.

In allen diesen Beobachtungen schienen die wiederholten, oft erfolglosen Annäherungen von M_1 auch die Funktion des Testens der Aufmerksamkeit und Verteidigungsbereitschaft von M_1 zu haben. In dieser Funktion wurden sie oft mit der letzten an den Meerkatzen beobachteten Taktik verbunden, dem Warten auf ein Abnehmen der Verteidigungsbereitschaft von M_1 oder gar sein Weggehen (meist nach seiner Sättigung, seltener wegen äusserer Störungen). Ist Z genügend ausgiebig oder nicht kurzfristig aufbrauchbar, so erhält M_1 mit dieser Taktik schliesslich immer noch einen Z-Anteil. Unter normalen Bedingungen der Futterverteilung im Freiland dürften wohl die hier zuerst und zuletzt beschriebenen Taktiken am häufigsten sein; ich habe sie auch bei freilebenden Hanuman-Languren (Nagel und Lohri, 1973) und Anubis-Pavianen (unveröff. Beobachtung) gesehen. Schöne Beispiele der Warte-Taktik beschreibt Strum (Harding and Strum 1976, Strum 1975 a) vom Fleischfressen der Anubis-Paviane von Gilgil; dort erhielten zwei adulte Weibchen als ausdauernde "Warterinnen" der Gruppe, beachtliche Fleischanteile von der Jagdbeute der dominanten Gruppenmitglieder. Paviane können zusätzlich noch besonderes Verhalten zeigen, um in der Nähe eines Dominanten am Futter toleriert zu werden: sie verfügen über mehrere Verhaltenselemente mit Besänftigungs-, bzw. Aggressionshemm-Wirkung, welche die Meerkatzen nicht oder nur in anderen Kontexten zeigen (eig. Beob., vgl. auch Rowell 1971). Ausserdem ist in verschiedenen Populationen von Savannenpavianen beobachtet worden, wie gewisse subadulte oder adulte Männchen bei Auseinandersetzungen mit anderen Männchen sich ein Neugeborenes oder Einjähriges greifen, das sie mit sich herumtragen und am Wegrennen hindern; auf diese Weise geniessen sie einen gewissen Schutz vor Angriffen der anderen Männchen, und können so auch an einem umkämpften Futterplatz toleriert werden (Papio anubis: Nagel 1970, Ransom and Rowell 1971, P. ursinus: Stoltz and Saayman 1970).

Als weitere Möglichkeit ist schliesslich bei Schimpansen ein spezifisches "Bettelverhalten" zu beobachten, eine aktive Aufforderung an den Dominanten oder "Besitzer" (Muster 1.6), M_1 's Teilnahme an der Z-Nutzung zu tolerieren oder gar durch aktives Futterabgeben zu unterstützen; auch hier sind eine Reihe von Varianten beschrieben worden (Lawick-Goodall 1971, Mc Grew 1973, Teleki 1973). Alle Varianten, wo M_1 versucht durch stimmende und auslösende Signale

M₁ zu einer Änderung seines Verhaltens gegenüber M₂ - Z zu bewegen, fasse ich in einem besonderen Grundmuster zusammen (Muster 1.8), da hier ein zusätzlicher Differenzierungsmechanismus ins Spiel kommt.

Muster 1.6:

Hier wird der Vorrang des zuerst mit Z_a interagierenden Partners M₁ ("Besitzer") von M₂ respektiert, bzw. hingenommen, auch wenn M₂ dominant über M₁ ist. Funktionell entsteht aber eine gleiche Situation wie bei Muster 1.5. Ein solches Interaktionsmuster kann durch verschiedene Mechanismen zustande kommen. Wenn Z_a eine tragbare Resource (z.B. ein nicht zu schweres Futterstück) ist, kann sich M₁ allen Versuchen eines dominanten M₂, ihm Z_a abzufragen, entziehen, so dass für M₂ der Aufwand zur Durchsetzung seines Dominanzanspruchs zu gross wird. Dazu bieten die Interaktionen (2) und (4) zwischen den Meerkatzen Samanga (=M₁) und Maja (=M₂) im Szenenprotokoll auf S. 37 Beispiele. Ich habe bei den Meerkatzen im Futterkontext noch viele ähnliche Beispiele beobachtet. Ein zweiter möglicher Mechanismus wäre eine erhöhte Verteidigungsbereitschaft von M₁ gegen Uebergriffe durch M₂, sobald es sich im Besitz von Z_a befindet (wie ein Hund, der knurrt und beisst, wenn ihm sein Herr den Knochen wegnehmen will!); für M₂ signalisiert das entsprechende Verhalten von M₁, dass das Risiko bei der Durchsetzung seines Dominanzanspruches für ihn zu gross ist. Dies kann, je nach Gesamtsituation, bei M₂ nur gerade zum Verzicht auf ein Vorgehen gegen M₁-Z_a führen, oder (ohne Ausweichmöglichkeit für M₂) zu einer weitgehenden Hemmung seines ganzen Verhaltens gegenüber M₁-Z_a und zum Auftreten von Konfliktverhalten. Eine solche Hemmung wurde von Kummer et al. (1974) für adulte Mantelpavianmännchen im triadisch-sozialen Kontext und von Falett (1975; siehe auch Kummer et al. 1978) im Futterkontext experimentell nachgewiesen. Dabei erhielten Kummer et al. (1978) und Sigg (pers. Mitt.) auch Evidenz dafür, dass die "Zuschauer" (M₃) das Risiko gegen die Gewinnchancen eines Kampfes abschätzen konnten. In dieselbe Richtung deuten qualitative Beobachtungen an den Meerkatzen, dass ein inferiores Tier, wenn es Futter im Mund trug, seltener ernsthaft gejagt wurde, als wenn es (grössere) Futterstücke mit den Händen stützen musste.

Eine Hemmung, einen "Futterbesitzer" anzugreifen, besteht offenbar auch unter Schimpansenmännchen beim Fleischfressen (Lawick-Goodall 1971, Teleki 1973, 1975). Teleki beschreibt, dass "Beutebesitz" respektiert wird, wenn es einem "Beutemacher" gelungen ist, den Körper der toten Beute für einige Minuten bei sich zu behalten. Die anderen Schimpansen bleiben dann entweder wartend in der Nähe, oder beginnen den "Besitzer" anzubetteln (vgl. Muster 1.5 und 1.8). Bei juvenilen, engvertrauten Schimpansen hat Menzel (1974, p. 197) im Verlaufe seiner Gruppenexperimente beobachtet, dass auf Strecken sichtbar postierte Futterstücke gemeinsam angenähert wurden, wobei es auf den letzten Metern zu einem "Massenspurt" kam; wenn der Sieger dieses Rennen mit mehr als einigen Schritten Vorsprung gewann, konnte er sich das Stück schnappen, ohne dass die anderen noch versucht hätten, es ihm wegzunehmen; waren aber mehrere Tiere fast gleichzeitig am Ziel, konnte es Streit geben.

Der von der Z-Nutzung ausgeschlossene Partner kann auch bei diesem Interaktionsmuster, ähnlich wie bei Muster 1.5, verschiedene Verhaltensmöglichkeiten ("Taktiken") einsetzen, um doch noch einen Anteil an der Z-Nutzung zu haben.

Muster 1.7:

Dieses Interaktionsmuster kann entstehen, wenn M_1 erfährt, dass die M_1 -Z-Interaktionen ihm Z (mindestens teilweise) zur Nutzung zugänglich machen, bzw. mögliche Schädigung durch Z verhindern, während gleichzeitig M_1 selbst nicht (oder weniger erfolgreich) mit Z interagieren kann. Zwei Realisierungen einer solchen Situation sind möglich. Ist M_1 inferior oder in anderer Weise gegenüber M_2 -Z gehemmt – wie in Muster 1.5 oder 1.6, wobei hier die Rollen von M_1 und M_2 vertauscht sind! – so kann das Muster 1.7 nur entstehen, wenn durch M_1 -Z Teile von Z aus dem kritischen Nahbereich von M_1 (den zu betreten M_1 gehemmt ist) hinausbefördert wird, z.B. durch Fallenlassen. Ist aber M_1 gegenüber M_2 -Z nicht gehemmt, so kann Muster 1.7 auch entstehen, falls M_1 irgendwelche physischen, psychischen oder kognitiven Voraussetzungen für einen erfolgreichen Umgang mit Z fehlen, welche M_2 besitzt (vgl. Kap. 5.4).

In beiden Fällen kann M_1 von der M_1 -Z-Interaktion profitieren, während eine direkte Funktion dieses Musters für M_2 nicht ersichtlich ist; M_2 muss allerdings auch nicht immer eine Beeinträchtigung seiner Z-Nutzung durch M_1 erleiden.

Beispiele für die erste und zweite Realisierungsvariante bilden intraspezifische Anpassungen an die "abfallintensive" Fressweise vieler semiterrestrischer Primatenarten: sowohl tiefrangige wie auch hochrangige Tiere sitzen manchmal unter Bäumen und Zweigen, auf denen gerade andere Gruppenmitglieder fressen, und verwerten einen Teil des herabregnenden "Futterabfalls". Eine besondere Neigung der schweren, adulten Männchen zu solchem Oekosozialverhalten wurde bei Anubispavianen (Nagel 1970, und unveröff. Beob.) und bei Mantelpavianen (Sigg und Stolba, pers. Mitt.) beobachtet. Auch beim Fleischfressen der Schimpansen ist dieses Verhaltensmuster beobachtet worden (Teleki 1973). Wenn ein solches Interaktionsmuster zwischen verschiedenen Arten vorkommt, spricht man i.a. von Kommensalismus (vgl. Übersicht über bekannte Fälle bei Primaten in Nagel und Lohri 1973). Ein Beispiel für die zweite Realisierungsvariante von Grundmuster 1.7 ist, in mehreren Varianten, im Szenenprotokoll auf S. 37/38 zu finden: Samanga (M_1) ist zwar dominant, weiss aber nicht, wie das Futterrohr zu öffnen ist, während Maja (M_2), die das operante Verhalten beherrscht, sich nur getraut, dieses Verhalten auszuführen, wenn Samanga nicht zu nahe ist. Muster 1.7 kann aber in seiner grundsätzlichen Interaktionsstruktur auch zustande kommen, wenn Z nicht (gemeinsam begehrtes) Futter ist, sondern z.B. eine gemeinsame Bedrohung, die durch M_2 ohne besondere Aufforderung oder Verstärkung durch M_1 abgewehrt wird (dieser letzte Punkt grenzt dieses Grundmuster vom nächsten, Muster 1.8, ab).

Muster 1.8/2.8:

Dieses Grundmuster hat mit dem Muster 1.1/2.1 gemeinsam, dass M_1 mit auslösenden, stimmenden (und ev. richtenden) Signalen M_2 zu bestimmten Verhaltensweisen stimuliert; es unterscheidet sich von jenem Interaktionsmuster aber dadurch, dass durch M_1 -Z nicht einfach ein parallel gleichartiges M_1 -Z-Verhalten stimuliert wird, sondern eine M_1 -Z-Interaktion, die auf die Beendigung der M_1 -Signale ausgerichtet ist. Da dieser Mechanismus in Typ 1- und Typ 2-Situationen in gleicher Weise funktioniert, kann ich hier die Muster 1.8 und 2.8 zusammen besprechen.

Wenn ein Junges bei den Weisskehlmeerkatzen "schreit" oder "pfeift" - was zwei intensive Unlustlaute sind (vgl. Müri 1974; entspricht in Gautier's (1975) Inventar von *Cercopithecus*-Vokalisationen den Typ 7-, bzw. Typ 3-Lauten) - so nähert sich meist seine Mutter und beruhigt oder beschützt das Kind; stehen die Hilferufe des Jungen in Zusammenhang mit seinen Interaktionen mit einer bestimmten Z-Situation, so kann die Mutter im allgemeinen diesen Zusammenhang durch ihr Ueberblicken der Situation schnell beurteilen. Ist das Kind in Gefahr, wird sie es verteidigen und/oder wegholen; hat es beim Klettern an einer schwierigen Stelle Mühe, wird sie ihm manchmal weiterhelfen (je nach ihrer Beurteilung der Gefährlichkeit der Situation und der Intensität des Schreiens). Sehr intensives "verzweifelt" Schreien eines Jungtieres alarmiert auch das adulte Männchen der Gruppe (Leo, später Chico, vgl. Kap. 5.2) und stimuliert es zu heftigen Attacken auf jeden Eindringling (manchmal sogar Gruppenmitglieder), welcher reell oder potentiell das Jungtier bedrohen könnte. Ähnliche Verteidigungsreaktionen sind von vielen anderen Primatenarten bekannt (z.B. Bernstein 1966 a,b, Rowell 1974 a). Die Funktion dieser Oekosozialinteraktion ist offenbar Schutz und Unterstützung des signalisierenden (schwachen) Partners (M_j).

Schimpansen, besonders juvenile Schimpansen, verfügen über ein wesentlich reichhaltigeres Repertoire von Verhaltensweisen, mit denen sie einen Partner auffordern könne, in einer bestimmten Weise (zu ihrem oder gemeinsamen Nutzen) mit Z zu interagieren. Crawford (1937, p. 56-69) gibt eine ausführliche Beschreibung von "solicitation"-Verhalten bei seinen Kooperationsexperimenten (es handelt sich dabei um Muster 2.8: M_i ist nicht am gemeinsamen Ausführen der "Kooperationsaufgabe" interessiert und M_j versucht ihn mit verschiedenen Mitteln dazu zu bewegen). Auch bei Menzel (1974) und Lawick-Goodall (1971) sind einige schöne Beispiele zu finden. Crawford betont, dass die von M_i übermittelte Information das gewünschte Verhalten von M_j nicht vollständig bezeichnet ("The meaning of the gestures....might be phrased....as do something for me", p. 68), und dass das "aufgeforderte" Tier manchmal verschiedenes ausprobierte, bis es das von M_j gewünschte Verhalten traf. Seither hat Menzel (1971 b, 1973, 1974) die Möglichkeiten nonverbaler Kommunikation über Z bei Schimpansen ausführlich erforscht. Er stellt zusammenfassend fest, dass "the ability of nonverbal animals to 'tell' each other the precise nature and location of their goals is limited only by the richness of the signaler's purposive movements and the receivers knowledge of the signaler and the environments in which he is operating" (Menzel und Halperin 1975, p. 652). Die juvenilen Schimpansen in Menzels Experimenten zeigten v.a. ökosoziale Interaktionen der Grundmuster 2.6, 2.7 und 2.9 (vgl. auch Kap. 3.4), und die zitierte Aussage gilt also primär für diese Grundmuster. Diese Aussage kann aber auf die hier betrachteten Grundmuster 1.8 und 2.8 erweitert und in folgender Weise ergänzt werden. Die auslösenden und stimmenden Signale ("soliciting signals") von M_i an M_j, welche auch mit Z_a-gerichteten Bewegungen ("purposive movements") kombiniert sein können, drücken primär nur M_i's Gefühle bei M_i-Z_a und gegenüber Z_a aus. Wieviel Information M_i über Z_a und über die Ziele von M_i auf diese Weise erhält, hängt (ebenfalls) nur vom Reichtum des Gefühlsausdrucks von M_i, seiner "purposive movements" und vom Wissen von M_j über M_i und die gemeinsame Umwelt ab.

Muster 1.9:

Bei diesem Interaktionsmuster handelt es sich um den für Affen sprichwörtlichen Vorgang des Imitierens, hier im ökosozialen Kontext. In der Abgrenzung der echten Imitation von den ähnlichen, oft auch damit kombinierten Differenzierungs-

mechanismen der sozialen Erleichterung (Muster 1.1 und 2.1), und der spezifischen Aufmerksamkeitsausrichtung ("local enhancement" oder "stimulus enhancement", Muster 2.7) folge ich der Einteilung von Thorpe (1963) und unterscheide weiter das Beobachtungslernen ("observational learning", Muster 2.9) sowie das Lernen durch (nichtaggressives) Korrigiertwerden (Muster 1.10) und durch (aggressives) Zurückgehalten- und Gehindertwerden ("admonition", Muster 2.5); damit sind alle Möglichkeiten des sozialen Lernens von Z-Qualitäten und Z-Behandlung erfasst (vgl. auch Beck 1973 a, 1976, Hall 1963, Hall and Goswell 1964, Jolly 1972, Kummer 1971, Stephenson 1973, Strayer 1976, Wilson 1975).

Bei den Meerkatzen konnte ich kein Beispiel für echte Imitation beobachten. Dieses Muster scheint auch bei Pavianen selten zu sein (Beck 1972, 1973 a); häufiger ist es jedoch bei Makaken (Beck 1976, Itani and Nishimura 1973, Kawai 1965) und v.a. bei Schimpansen (Hall 1963 (review), Lawick-Goodall 1971, 1973, Mc Grew 1977).

Muster 1.10:

Im Unterschied zum Muster 1.9 lernt M. hier nicht durch das Vorbild von M.-Z, sondern durch (nichtaggressives) Korrigiert- und Geführtwerden seines M.-Z-Behaltens, wobei M. und M. beide Z als gleichartig wahrnehmen. Interaktionen dieses Grundmusters, die eine Form aktiven Lehrens darstellen, sind beim Menschen häufig, und sie spielen vermutlich bei der Entwicklung einer Kultur komplexer Objektbearbeitung und Werkzeugherstellung eine wichtige Rolle. Dieses Grundmuster ist daher im Inventar aufgeführt, obwohl von nicht-menschlichen Primaten meines Wissens keine Beobachtungsbeispiele vorliegen. Es ist sogar verschiedentlich betont worden, dass Affen- und Menschenaffenmütter ihre Kinder nicht durch aktive Massnahmen "lehren" (Jolly 1972, Lawick-Goodall 1973, Hinde 1974). Ein Formen, Korrigieren und Führen gewisser Bewegungen des Kindes kann jedoch in dyadischen Mutter-Kind-Interaktionen vorkommen. So bringt eine Schimpansenmutter ihr Neugeborenes bei der sozialen Hauptpflege aktiv in bestimmte Lagen und Stellungen, insbesondere zieht sie seinen Arm hoch, um es an Seite und Achselhöhle zu "lausen"; im Laufe des ersten Lebensjahres lernt nun das Junge diese Stellungen von sich aus einzunehmen und es beginnt sogar die Armhoch-Stellung als "Lause"-Aufforderung einzusetzen (Plooi 1978). Es scheint mir daher nicht ausgeschlossen, dass solche subtilen Formungsprozesse bei gezielter Beobachtung auch im ökosozialen Kontext entdeckt werden könnten.

Muster 2.1:

siehe Muster 1.1/2.1, S. 51.

Muster 2.2:

Auch in Beziehungen zwischen engvertrauten Primaten gibt es immer wieder Phasen, wo die beiden Partner ihre Aktivität auf verschiedene Z-Situationen ausrichten, ohne dass durch ihren kommunikativen Kontakt sofort wieder eine Einstimmung auf ein gemeinsames Z erfolgt. Dazu braucht es keine situationspezifischen Mechanismen gegenseitiger Hemmung oder Aktivierung, und die unterschiedlichen Aktivitäten von M. und M. müssen nicht in einer besonderen funktionellen Beziehung zueinander stehen. In jenen Fällen jedoch, wo eine Aktivitätsdifferenzierung mit komplementären, sich "arbeitsteilig"-ergänzenden Funktionen

von M₁ und M₂ zu beobachten ist, existieren wahrscheinlich stabile Motivationsunterschiede (vgl. Kap. 5) oder Mechanismen zur Stabilisierung dieses Aktivitätsunterschiedes durch ein- oder gegenseitige Hemmung der jeweils gleichen Aktivität beim Partner. Solche Hemmungen bei unterschiedlichen Aktivitäten von M₁ und M₂ nachzuweisen, bereitet allerdings einige methodische Schwierigkeiten (vgl. Kap. 5). Vom Muster 1.4 unterscheidet sich dieses Interaktionsmuster dadurch, dass hier nicht ein mehrmaliges Abwechseln zwischen zwei Tieren erfolgt; wenn ein mehrmaliger Wechsel in der Gruppe zustande kommt, so durch Ablösung zwischen mehreren Tieren (vgl. Kap. 3.4).

Beispiele dieses Interaktionsmusters sind von vielen freilebenden, terrestrischen Primaten v.a. aus Situationen leichter Bedrohung der Gruppe bekannt, sei es, dass zwei fremde Gruppen sich begegnen (z.B. Hamilton et al. 1975, Deag 1973), dass Menschen sich der Gruppe nähern (z.B. Hall 1960, Stoltz and Saayman 1970), oder dass die Gruppe sich Menschen nähert, z.B. bei einem von Nomaden besuchten Wasserloch (Sigg und Stolba, pers. Mitt.) oder bei "Raubzügen" auf bewachte Getreidefelder (Maples et al. 1976, Poirier 1972). In all diesen Situationen ist als eine typische Reaktion zu beobachten, dass ein oder einige adulte(s) und subadulte(s) Männchen der Gruppe sich an erhöhten, exponierten Stellen postieren, und die Szene überwachen ("vigilance behaviour" nach Hall 1960), während die anderen Gruppenmitglieder entsprechend der Gesamtsituation andere, oft komplementäre Aktivitäten zeigen. Besonders ausgeprägt ist die gegenseitige, funktionelle Ergänzung der Aktivitäten bei den Gruppen-"Raubzügen" auf Plantage-Felder; während die gut sichtbaren "Ausguck"-Tiere die Aufmerksamkeit der Wächter auf sich ziehen, gelingt es oft anderen Gruppenmitgliedern leise und heimlich in die Felder zu schleichen und einen Futteranteil zu rauben. Die detaillierte Untersuchung von Maples et al. (1976) hat aber gezeigt, dass es sich bei dieser "Arbeitsteilung" der beobachteten Paviane nicht um echte Kooperation (Muster 1.2) mit aufeinander abgestimmter Bewegungskoordination und gezielt eingesetzter Ablenkungstaktik handelt (wie aufgrund erster Beobachtungen vermutet worden war), sondern einfach um eine Auswirkung unterschiedlicher Annäherungstendenzen und -taktiken der einzelnen Tiere.

Muster 2.3:

Bei diesem Grundmuster wird - im Unterschied zum Muster 2.2 - von M₁ nicht nur ein von M₂-Z₁ verschiedenes M₁-Z₁-Verhalten toleriert, sondern M₁ wird in seinen explorativen Tendenzen generell aktiviert. Dazu genügt die Anwesenheit von M₂, das durch M₁-Z₁ nicht gehemmt ist, obwohl es kein gleichartiges Verhalten zeigt; darin unterscheidet sich dieses Interaktionsmuster auch von den Mustern 1.5 und 1.6). Die Funktion der Mutter bei den Primaten (und bei vielen anderen Säugern) als "secure base", von der aus ihr Kind sich der Erforschung der Umwelt zuwendet, ist schon so ausführlich beschrieben worden, dass ich hier auf Beispiele verzichten kann (vgl. z.B. Hinde 1974). Die Wirkung der Anwesenheit und der kontakthaltenden Signale von M₁ besteht nach der Theorie der "arousal"-Homöostase (Mason 1973) darin, dass bei M₁ das "arousal"-Niveau gesenkt wird und damit "arousal"-erhöhende Interaktionen mit Z (Explorieren, Spielen) verstärkt werden.

Auch hier müssen Interaktionen und Beziehungen wieder klar auseinandergehalten werden. Interaktionen des Musters 2.3 treten zwar ontogenetisch zuerst und am häufigsten in Mutter-Kind-Beziehungen auf, aber solche Beziehungen sind

noch durch eine ganze Reihe weiterer Oekosozialverhaltensmuster gekennzeichnet (Kap. 4). Dieses Grundmuster ist auch nicht auf Mutter-Kind-Beziehungen beschränkt, es kann in allen Beziehungen zwischen vertrauten Individuen verschiedenen Alters vorkommen.

Muster 2.4:

Bei diesem Interaktionsmuster verhält sich M_1 so, dass M_1 womöglich nicht erfährt, was es über Art und Ort von Z_1 weiß, bzw. gerade erst erfahren hat. Solches Oekosozialverhalten ist in Situationen beobachtet worden, wo M_1 erfahren hatte, dass ihm eine begehrte Umweltkomponente Z_1 (Futter oder Spielzeug) weggenommen oder streitig gemacht wird, sobald M_2 davon erfährt. Wenn M_1 in einer solchen Situation sein Z_1 -gerichtetes Verhalten (absichtlich und willentlich) unterdrücken oder irreführend gestalten soll, so verlangt das hohe kognitive Leistungen, nämlich ein Wissen um die kommunikativen Wirkungen des eigenen Verhaltens auf M_2 (vgl. Menzel 1973, 1974), und eine hohe corticale Verhaltenskontrolle. Eine solche Interaktion bringt, wenn sie erfolgreich ist, nur M_1 Vorteile.

Bei Affen lässt die Beobachtungsevidenz vermuten, dass sie zwar imstande sind die unmittelbaren Wirkungen ihrer M_1 - Z_1 -Interaktionen auf M_2 's Verhalten ihnen gegenüber zu antizipieren, bzw. aus diesbezüglichen Erfahrungen eine Erwartung auszubilden (S. 82 ff.), dass sie aber nicht die kommunikative Wirkung ihres Verhaltens auf M_2 erfassen. So habe ich bei den Weisskehlmeerkatzen beobachtet, dass M_1 ein im Wahrnehmungs- und Verteidigungsbereich von M_2 gelegenes Z_1 vorsichtig und mit häufigen Kontrollblicken zu M_2 anschleicht (vgl. Protokoll S. 37/38). Bei freilebenden Mantelpavianen hat Sigg (1980) beobachtet, wie ein adultes Weibchen nach Entdeckung eines ergiebigen Futterplatzes (Pilze) sich vorsichtig nach den entfernten anderen Tieren der Gruppe umblickte, um sich dann geduckt ans Fressen zu machen, offensichtlich um nicht entdeckt zu werden. Es ist bei Affen aber meines Wissens nie beobachtet worden, dass M_1 während der Anwesenheit von M_2 darauf verzichtet hätte, ein nur ihm bekanntes Futter zu fressen, um sich nicht zu verraten, oder dass M_1 sogar versucht hätte, M_2 irrezuleiten. Solche Beobachtungen gibt es jedoch von Schimpansen, sowohl aus dem Freiland (Lawick-Goodall 1971) als auch aus den schon mehrfach erwähnten Gruppenexperimenten von Menzel (1973, 1974).

Muster 2.5:

siehe Muster 1.5/2.5, S. 53 ff.

Muster 2.6:

Interaktionen dieses Grundmusters treten in Situationen des Konflikts zwischen M_1 und M_2 um die gemeinsam einzuschlagende Richtung, bzw. das gemeinsam aufzusuchende Z_1 , auf. Ergibt eine Auseinandersetzung in dieser Weise, durch "Vergleich" der Intensität und Entschlossenheit von M_1 - Z_1 mit M_2 - Z_2 , keine Entscheidung, so tritt oft Muster 2.8 auf, indem einer der Partner spezifische Aufforderungssignale ("solicitation") einsetzt. Muster 2.7 dagegen wird gezeigt, wenn die Aufmerksamkeitsstruktur einseitig und/oder die Richtungs- und Aktivitäts-Entscheidung ohne Konflikte klar ist. Funktionell kann beim Muster 2.6 eine Aktivitäts- und Bewegungskoordination resultieren, welche individuelle Bedürfnisse und Umwelтанforderungen kombiniert.

Beobachtungsbeispiele für dieses Interaktionsmuster stammen aus Freiland- oder Freigehege-Situationen. Die Mantelpavian-Männchen einer "Bande" legen allmorgendlich in einem komplizierten Entscheidungsprozess die Richtung ihres gemeinsamen Wegmarsches vom Schlaffels fest; dabei "vergleichen" sie ihre Richtungsvorlieben durch gerichtete (kurze) Vormärsche, bzw. durch Sitzenbleiben. Dieses Verhalten kann mit einem spezifischen Aufforderungsverhalten ("melden") ergänzt werden (Kummer 1968 b, 1971). In der Einmanngruppe gibt es im allgemeinen keine Führungskonflikte; in besonderen Situationen können aber auch Interaktionen vom Grundmuster 2.6 auftreten, so in einem Fall, als zwei Weibchen mit Säuglingen ihrem Gruppenführer nach einer Rast nicht in seine Aufbruchsrichtung nachfolgten, sondern so lange demonstrativ sitzen blieben, bis er zurückkam, und in die dann von den Weibchen eingeschlagene Richtung mitging, was alle zu einem nahen Wasserloch führte (Sigg, 1980). (Hier ist das M₁-Verhalten von zwei Tieren gemeinsam ausgeführt worden, vgl. Kap. 3.4). Menzel (1974, p. 117 ff.) hat bei seinen Gruppenführungsversuchen mit jungen Schimpansen in einigen Fällen experimentell "Führungskonflikte" produziert, indem er zwei Tiere (je für sich) mit unterschiedlichen Informationen versorgte und beide dann mit der Gruppe zusammen ins Gehege liess. Auch hier waren je nach "Führer"-Individuen und Gesamtsituation alle drei Grundmuster 2.6, 2.7 oder 2.8 zu beobachten (vgl. auch Kap. 3.4).

Muster 2.7:

Der diesem Interaktionsmuster zugrundeliegende Beeinflussungsmechanismus wird oft als "local enhancement" (Thorpe 1963) oder "stimulus enhancement" (Spence 1937) bezeichnet; damit sind n.a. jene Fälle gemeint, wo M₁ auf kurze Distanz mit Z₁ interagiert, und dabei meist Z₁ auch berührt. Beobachtungen von Primaten zeigen aber, dass es für die Wirkung einer spezifischen Aufmerksamkeitsausrichtung von M₁ durch M₂-Z₁ nicht entscheidend ist, ob M₁ sich intensiv mit einer Umweltkomponente im Nahbereich beschäftigt oder eine intensive Aufmerksamkeitskonzentration auf eine Umweltkomponente im Fernbereich zeigt (z.B. Menzel 1974). (Im zweiten Fall, wo durch die Interaktion ein Entscheid über die Bewegungskoordination erfolgen kann, tritt Muster 2.7 oft abwechselnd mit den Mustern 2.6 und 2.8 auf; vgl. Muster 2.6). Ich fasse deshalb diese beiden Möglichkeiten hier in einem Grundmuster zusammen. Die durch diese Oekosozialinteraktion entstehende Aufmerksamkeits- und Bewegungskoordination kann je nach Gesamtsituation für M₁ und M₂, oder nur für M₁ vorteilhafte Auswirkungen haben. Kriterien der Abgrenzung zu ähnlichen Grundmustern wurden bei der Besprechung der Muster 1.1/2.1, 1.9 und 2.6 erwähnt. Eine besondere Funktion hat "local enhancement" als Voraussetzung für alle Formen sozialen Lernens (Muster 1.9, 1.10, 2.5, 2.9).

Solche Oekosozialinteraktionen lassen sich deshalb in allen Situationen beobachten, wo ein soziales Lernen auftritt (vgl. Referenzen zu Muster 1.9 und 2.9), aber Interaktionen dieses Grundmusters führen nicht unbedingt dazu, dass M₁ von M₂ lernt. Bei den Weisskehlmeerkatzen beobachtete ich Muster 2.7 im Nahbereich hauptsächlich, wenn sich ein Tier mit einem neuen Gegenstand im Käfig oder mit einem neuen Futter intensiv beschäftigte; die anderen Tiere werden dadurch "neugierig gemacht", können aber je nach Gesamtsituation ihr Interesse an Z₁ in unterschiedlichem Mass unterdrücken. Muster 2.7 im Fernbereich beobach-

tete ich, wenn ein Tier mit orientierenden Bewegungen (Kopf tief oder auf zwei Beinen stehend) auf einen Punkt ausserhalb des Käfigs starrte, oft durch die Fenster auf Strasse oder Gang (vgl. Abb. 1); besonders stark war die Aufmerksamkeitsorientierung der anderen, wenn M_i einen leisen Schnarrlaut dazu äusserte. Hall and Goswell (1964) beschreiben sehr ähnliches Verhalten von Patasaffen in Gefangenschaft. Ein spezifisches soziales Erkundungsverhalten, besonders von Juvenilen ausgeführt, ist das Beriechen der Mund-Nasen-Region des Partners (M_j), wenn dieser etwas vorsichtig probierend kaut; es war bei den Meerkatzen v.a. zu Beginn der Beobachtungen häufig zu sehen (wahrscheinlich waren verschiedene Futterarten dann noch wenig bekannt); auch in der von Rowell (1971) untersuchten Gefangenschaftsgruppe von Weisskehlmeerkatzen trat solches Mundberiechen häufig auf. Das Verhalten ist auch bei anderen katarhinen Primaten beobachtet worden. Muster 2.7 kann auch interspezifisch zustandekommen: ich konnte bei den Meerkatzen zuverlässig die Juvenilen, manchmal auch die Adulten zu mir ans Vorgitter locken, wenn ich intensiv in einen (für Affen nicht einsehbaren) Sack oder eine Schachtel hineinguckte.

Die Gombe-Schimpansen zeigen als eine wahrscheinlich kulturelle Besonderheit das Verhalten des "leaf-grooming" (Lawick-Goodall 1973, Plooji 1978). Ein Tier greift sich, nur in Anwesenheit von Gruppengenossen, plötzlich ein Blatt oder einige Blätter, und beginnt diese(s) konzentriert zu "lausen", oft sogar mit begleitendem "Schmatzen". Dies erregt meist augenblicklich grosse Aufmerksamkeit der Anderen; sie scharen sich um das Tier (M_i), welches "leaf grooming" zeigt, und manchmal wird M_i nun seinerseits von einem der Dazukömmlinge (M_j) "gelaust", und das Blatt wird nach kurzem wieder fallengelassen. Da eine anschließende Inspektion solcher Blätter nie etwas besonderes ergab, ist offenbar der soziale Aspekt dieses Oekosozialverhaltens entscheidend. Es scheint, dass hier ein weiteres Beispiel vorliegt, für die Fähigkeit eines Schimpansen, die Wirkung seines ökosozialen Verhaltens zu erkennen und gezielt einzusetzen - in diesem Fall wahrscheinlich, um die Aufmerksamkeit und Zuwendung ("Lausen") von Sozialpartnern zu erhalten (vgl. auch Muster 2.4, wo ähnliche Leistungen von M_i erwähnt sind).

Muster 2.8: siehe Muster 1.8/2.8, S. 57 ff.

Muster 2.9:

Bei diesem Grundmuster handelt es sich um Beobachtungslernen ("observational learning") im engeren Sinn, d.h. unter Ausschluss des Imitationslernens (vgl. Muster 1.9). M_i zeigt noch nicht, oder nicht nur während der Dauer von M_i-Z_a eine Veränderung seines Verhaltens gegenüber Z, sondern die Veränderung hält nachher an; oft erfolgt die Veränderung des M_i-Verhaltens (verstehbar als Perzeptionsveränderung Z_b - Z_a) schrittweise über mehrere Beobachtungen des M_i-Z_a-Verhaltens. M_i kann auf diese Weise seine Angst oder Vorsicht vor Z verlieren, oder umgekehrt eine Vermeide-Reaktion gegenüber Z entwickeln; Stephenson (1967) hat in einem Experiment mit aversiv konditionierten Rhesusaffen beim Zugeben eines unerfahrenen Partners je nach Individuenkombination die eine oder andere dieser beiden Möglichkeiten beobachtet. Bei den Meerkatzen beobachtete ich im Verlaufe einer Versuchsserie mit unbekannten Objekten (bemalte Holzklötze von 15 cm Länge), dass die damals etwa 6 Mte. alte Maja mit Fortschreiten der Testserie zunehmend ihre Angst vor dem Holzklötzchen verlor,

mit dem sich die älteren Gruppenmitglieder (incl. ihre Mutter) so ausgiebig beschäftigten; sie wagte erst beim fünften 15'-Test der Serie selbst erstmals diesen Klotz zu berühren und beschäftigte sich auch nachher meist nur kurz, mit einem anderen Tier zusammen, mit dem Holzklotz (vgl. Kap. 5.3.1). Diese langsame Entwicklung unterschied sich deutlich von der "Sofortwirkung" der sozialen Erleichterung (Muster 1.1/2.1) und der Aufmerksamkeitsorientierung (Muster 2.7), welche zwischen den Tieren auftraten, die den Holzklotz als Erkundungs- und Spielobjekt behandelten (vgl. dazu auch Hall and Goswell 1964).

Im Freiland treten Oekosozialinteraktionen dieses Musters oft zwischen Müttern (oder anderen älteren Tieren) und Kindern gegenüber Futter auf; so lernen die Kinder dieselben Futterarten wie die Adulten zu fressen, bzw. zu meiden (Lawick-Goodall 1973, Sugiyama 1972). Die Langzeitstudien der Japaner über Futtertraditionen der Japanmakaken haben gruppenspezifisch unterschiedliche Bereitschaften im Annehmen neuer Futtersorten gezeigt (Azuma 1973, Itani and Nishida 1973). Waren die juvenilen Tiere die Futterinnovatoren (soweit sie nicht von den Adulten gehindert wurden), von denen die Adulten, v.a. die Mütter, durch Beobachtung lernten, das neue Futter zu akzeptieren, so geschah die Ausbreitung der neuen "Gewohnheit" langsam. In den Fällen hingegen, da die Adulten vor oder mit den Juvenilen das neue Futter zu probieren und fressen begannen, geschah die Ausbreitung viel schneller. Das lässt sich offenbar damit erklären, dass (innerhalb der bestehenden vertrauten Beziehungen) Juvenile von Adulten besser lernen als umgekehrt. Kummer (1971) hat die Individuen- und Gruppen-Vorteile dieser Altersunterschiede der Explorativität und des Beobachtungslernens ausführlich dargelegt.

Einige Punkte, die für alle Grundmuster des Inventars gelten, sind abschliessend noch hervorzuheben. Bei einigen Interaktionsmustern ist der Aspekt der Informationsübermittlung von M_i und M_j besonders betont worden. Dies sollte nicht zur Annahme verleiten, dass bei den anderen Grundmustern keine Informationsübermittlung stattfindet. Alle Interaktionen zwischen zwei lebenden Systemen sind kommunikativ (in dem Sinne, dass ein Informationsaustausch stattfindet), bzw. haben einen kommunikativen Aspekt (vgl. Watzlawick et al. 1969). Ebenso übermittelt jedes auf Z gerichtete Verhalten, gerade auch die nicht als auffällige Signale gestalteten Verhaltensweisen, wie Lokomotion und Blicke, Information an Gruppengenossen im Wahrnehmungsbereich (vgl. Menzel 1974). Den Inhalt dieser Kommunikation können wir nicht aus der formalen Beschreibung der Verhaltensweisen, die in der Interaktion beobachtbar sind, erschliessen, sondern nur aus der Beobachtung ihrer Wirkungen. Soweit es sich dabei um situative Wirkungen, während der Interaktionsszene selbst, handelt, stellt das keine besonderen Probleme. Wenn aber, wie es bei den verschiedenen Formen des sozialen Lernens möglich ist, die Verhaltensveränderung beim Informationsempfänger

erst mit Verzögerung, nach Abschluss der Interaktionsszene auftritt, so ist deren Zuordnung zu bestimmten vorangegangenen Interaktionen durch reine Beobachtung nicht immer möglich; somit sind solche Interaktionen nicht immer eindeutig klassifizierbar. Eine methodische Verbesserung dieser Möglichkeiten lässt sich durch die Kontrolle der Information, welche die untersuchten Tiere erhalten, nach Art der Menzel-Experimente erreichen; wir müssen jedoch auch anerkennen, dass den Methoden der objektiven Verhaltensforschung beim inhaltlichen Verstehen von Kommunikationsprozessen prinzipielle Grenzen gesetzt sind.

Schliesslich weise ich nochmals darauf hin, dass in diesem Inventar beobachtbare Szenen, in denen Oekosozialverhalten auftritt, in systematischer Ordnung zusammengefasst sind, dass also die Frage der Verhaltensdifferenzierung gegenüber gemeinsamen Umweltsituationen hier nur auf dem Niveau der Interaktionen betrachtet wird, während ihre Untersuchung auf den höheren Organisationsniveaus (Beziehung, Gruppenstruktur; vgl. Hinde 1975 a) den folgenden Kapiteln vorbehalten bleibt. (Natürlich konnte der Beziehungsaspekt bei der Besprechung der einzelnen Muster nicht ganz ausgeklammert werden, da die Mitglieder einer Primatengruppe ja im Rahmen von persönlichen Beziehungen interagieren.) Diese Beschränkung bringt es mit sich, dass funktionelle und kausale Aspekte der Verhaltensdifferenzierung hier nur angedeutet werden konnten.

Die Verhaltensdifferenzierung erfolgt im Rahmen des Aufbaus und der Veränderung der sozialen Beziehung, und die in der Interaktionsszene feststellbaren Unterschiede im Verhalten von M_i und M_j gegenüber Z lassen sich deshalb oft nur aus der Kenntnis ihrer Beziehung heraus richtig verstehen. (Ich habe bei der Besprechung der Muster 1.5/2.5 und 2.3 darauf verwiesen.) Einiges was hier über die Mechanismen der Differenzierung gesagt worden ist, werde ich deshalb im Kap. 4 weiter ausführen. Dasselbe wie für die Ursachen, gilt auch für die Wirkungen: die Funktion eines Oekosozialverhaltens von M_i , d.h. der Beitrag seiner Wirkungen an die Ueberlebenschancen und die "Fitness" von M_i (Hinde 1975 b), lässt sich bei einem Primaten nur im Rahmen seiner ganzen, eventuell lebenslangen Beziehung zu M_j , plus deren gemeinsamer Stellung im Beziehungsnetz der Gruppe, wirklich vollständig beurteilen (vgl. Kap. 6.1).

Trotz diesen Einschränkungen ist es möglich und sinnvoll, die formalen Grundmuster unseres Inventars nach "funktionellen" Kriterien, d.h. nach den Wirkungen des ökosozialen Verhaltens von M_i auf den Wert von Z für den Partner M_j (und umgekehrt) zu ordnen. Denn ein wichtiger Schritt über die Beschreibung der Interaktionen hinaus ist ja die Frage, welche Vor- und Nachteile einem gruppenlebenden Primaten aus seinem gemeinsamen Handeln mit anderen, also besonders seinem Oekosozialverhalten, erwachsen (vgl. Kummer 1978). Dies konfrontiert uns (wieder) mit dem Problem, wie der Wert von Z zu messen, bzw. adäquat zu erfassen sei. Letztlich wären natürlich für eine auch evolutionsrelevante, funktionelle Beurteilung des Einflusses von M_i auf den Z-Wert für M_j , Masse nötig, die sich direkt in "Fitnessseinheiten" umsetzen liessen. Vom beobachtbaren Verhalten zu solchen Massen ist aber ein weiter Weg; wenn wir beobachtbare Kriterien formulieren wollen, müssen wir uns an eine "subjektive" Z-Definition halten, wie sie weiter vorn in diesem Kapitel (S. 40 ff.) formuliert worden ist. Die Veränderung des Z-Wertes durch M_i ist also auch als Veränderung der Motivation, bzw. Z-Perzeption von M_j möglich. Ich unterscheide nun drei Kategorien der Beeinflussung des Z-Wertes (für M_j) durch M_i .

- 1: Veränderung der Qualität, und ev. Quantität, von Z (durch direkte Einwirkung auf Z, ohne räumliche Veränderung).
- 2: Verändern der verhaltensmässigen Verfügbarkeit und Perzeptionsqualität von Z (durch Veränderung des Z-Nutzungsverhaltens oder der Z-Perzeption von M_j , ev. durch Beeinflussung von Z-Tendenzen).
- 3: Verändern der räumlichen Verfügbarkeit von Z (durch Bewegung von M_j oder durch Bewegung von Z).

Beeinflussung der Kategorie 1 ist auch ohne direkte Oekosozialinteraktion zwischen M_i und M_j möglich, z.B. wenn ein Tier ein kleines Wasserloch im Sand verschmutzt, und es damit vorübergehend auch für später vorbeikommende Tiere unbrauchbar macht; alle Formen der indirekten Konkurrenz sind hier einzuordnen. Uns interessieren hier aber nur die Fälle, wo eine Veränderung der Qualität oder Quantität von Z in der Interaktionsszene selbst erfolgt.

Für jede Einflusskategorie kann nun auch gefragt werden, ob M_i den Z-Wert für M_j in einer bestimmten Interaktion positiv oder negativ verändert, was eine weitere Unterteilung gibt. Für die Kategorie 2 ist es allerdings nicht immer möglich, diese Unterscheidung zu treffen, denn ob und wie weit eine veränderte Z-Perzeption für M_j auch positive Wirkungen hat, lässt sich oft in der Interaktionsszene selbst nicht feststellen. Schliesslich kann die Veränderung des Z-Wertes einseitig (von M_i für oder gegen M_j) oder gegenseitig erfolgen. In Tabelle VI habe ich alle Grundmuster von Tab. V nach diesen Kategorien und Unterkategorien eingeordnet.

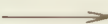
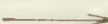
In der Praxis der Verhaltensbeobachtung ist es aber oft recht schwierig zu einer Klassifizierung einzelner Szenen nach solchen funktionellen Kriterien zu kommen; meist ist die Nutzungsbilanz nicht so direkt der Beobachtung zugänglich wie bei Interaktionen um Futter. Die Möglichkeit des Zugangs zu dieser Problematik durch theoretische Modelle für "oekosoziale Strategien" diskutiere ich im Kapitel 6.1.

Kummer (1978) hat eine ähnliche Einteilung vorgeschlagen, um zu erfassen, wie ein Gruppenmitglied (B) (durch Oekosozialinteraktionen) den Erfolg eines Beziehungspartners (A) beeinflussen kann. Mindestens die folgenden fünf Beeinflussungskategorien seien dabei zu berücksichtigen: "Production" (mengen- und qualitätsmässige Veränderung von Z), "Information" (Informationsübermittlung über Z), "Motion" (Veränderung der räumlichen Verfügbarkeit von Z), "Motivation" (Veränderung von A in seiner Motivation gegenüber Z, bzw. seiner Z-Perzeption), "Nutrition" ("B can materially intervene with A's metabolism", p. 700). Die Kategorien "Production" und "Motion" entsprechen meinen Kategorien 1 und 3. Die Kategorien "Motivation" und "Information" fasste ich in einer Kategorie (2) zusammen; sie überschneiden sich meines Erachtens stark, da eine Motivations-, bzw. Perzeptionsveränderung von M_i sehr oft durch Informationen, die es von M_i über Z erhält, zustande kommt. In der Kategorie "Nutrition" schliesslich scheinen mir die meisten aufgeführten Beispiel dyadischsoziale, nicht oekosoziale Interaktionen zu sein, während Kauen und Vorverdauen von Futter als Form der "Production" angesehen werden kann. Ich habe deshalb hier eine etwas anders gewichtende und stärker zusammenfassende Einteilung vorgezogen.

Da das hier dargelegte Inventar auf einer sehr allgemeinen Ebene der Systembeurteilung ansetzt und zuerst einmal die elementaren Grundmuster der Oekosozialinteraktion beschreibend erfasst und ordnet, eignet es sich für vergleichende Fragestellungen auch über die Primaten hinaus. Alle soziallebenden Tiere müssen Oekosozialinteraktionen austauschen, um miteinander (statt nebeneinander)

Tabelle VI:

Einordnung der Grundmuster der Oekosozialinteraktion
(Tab. V) nach funktionellen Kriterien

		Beeinflussungswirkung auf Z-Wert		
Beeinflussungs- kategorie (s. Text S. 66)	Beeinflussungs- richtung:	positiv	negativ	positiv und/oder negativ
1:			1.5, 1.6, 2.4	1.9, 2.2, 2.7, 2.9
		1.7, 1.8/2.8		
			1.3	2.2
2:		1.9, 1.10, 2.1, 2.3, 2.5, 2.7 2.9	2.4	1.6, 1.8/2.8 2.3
		1.7, 1.8/2.8, 2.3		2.5
		1.1, 1.2, 2.2		1.1
3:			1.5, 1.6, 2.5	2.6
		1.7, 1.8/2.8, 2.3		
		1.2	1.3, 1.4	

: M_i beeinflusst Z-Wert für M_j : M_j beeinflusst Z-Wert für M_i 

: gegenseitige Beeinflussung des Z-Wertes

zu leben. So sind denn auch die in Tab. V aufgeführten Grundmuster nicht rein primatenspezifisch. Sie kommen alle - mit Ausnahme vielleicht der Muster 1.10 und 2.4 - auch bei gewissen anderen höheren Säugern oder sozialen Insekten vor, soweit ich das beurteilen kann.

Unterschiede zu den Primaten sind aber sowohl in Häufigkeit und Variationsreichtum der einzelnen Muster, als auch in Art und Ausmass ihrer Integration in längerdauernden, individuellen Beziehungen zu erwarten. Im Rahmen dieser Arbeit ist keine ausführliche vergleichende Untersuchung möglich; ich beschränke mich auf gelegentliche Hinweise auf spezifische Parallelen oder Unterschiede und auf eine kurze Diskussion einiger möglicher Veränderungen in der menschlichen Stammeslinie im letzten Kapitel.

3.3 Eine Matrix von theoretisch möglichen Oekosozialinteraktionen als heuristisches Instrument

Als "Suchraster" für gezielte weitere Beobachtungen zum Oekosozialverhalten von Primaten und als Ausgangspunkt für funktionelle Ueberlegungen kann eine Matrix von theoretisch möglichen Realisierungen der im letzten Abschnitt besprochenen Interaktionsgrundmuster dienen. Man erhält diese Matrix durch Kombinieren der Grundmuster unseres Inventars (Tab. V) mit einer vollständigen Reihe möglicher Z_a/Z_b - Situationstypen (nach Z-Klassifikation b) in Tab. III) nach Art eines Zwicky'schen "morphologischen Kastens". Würden wir nun alle 17 unterschiedlichen Grundmuster mit allen 21 möglichen Z_a/Z_b - Situationen¹ kombinieren, so erhielten wir insgesamt 357 mögliche Oekosozialinteraktionen! Wenn wir uns aber an die in Tab.V gemachte Unterscheidung zwischen Grundmustern in Typ 1 - Situationen ($Z_a \approx Z_b$) und Grundmustern in Typ 2 - Situationen ($Z_a \neq Z_b$) halten, und für diese beiden Situationstypen zwei getrennte Matrices aufstellen, so können wir diese unübersehbare Zahl möglicher Interaktionen wesentlich reduzieren, ohne den heuristischen Wert dieser Aufstellung zu verlieren.

¹

In Variante b) auf Tab. III habe ich ja 6 Z-Typen unterschieden, was ohne Berücksichtigung von Reziproken 21 verschiedenen Z_a/Z_b - Kombinationen ergibt.

Durch Kombination der zehn Typ 1 - Grundmuster nur mit den sechs Typ 1 - Grundsituationen erhalten wir eine Matrix von 60 möglichen Oekosozialinteraktionen (Tab. VII). Wenn wir in gleicher Weise die neun Typ 2 - Grundmuster mit den 15 Typ 2 - Grundsituationen kombinieren, ergibt das eine Matrix von 135 möglichen Oekosozialinteraktionen; dazu sind in Tab. VIII jeweils die Reziprokkombinationen aufgeführt, die jedoch bei den Mustern 2.2 und 2.7 symmetrisch vorkommen. Die Tabellen VII und VIII zeigen also im Ueberblick, in welchen Umweltsituationen die Grundmuster unseres Inventars bei den hier berücksichtigten Arten vorkommen. Ein "+" sagt nichts darüber aus, bei welcher oder wievielen Arten das Vorkommen beobachtet wurde, und welche und wieviele Mitglieder es wie oft in einer Gruppe zeigen; diese Fragen können Gegenstand besonderer vergleichender Untersuchungen sein. (Die Differenzierung nach Gruppenmitgliedern wird für die Meerkatzen im Kapitel 5 untersucht.) Hier geht es mir jedoch darum, auf die grundsätzlichen Möglichkeiten dieser Methode hinzuweisen. Diese liegen in der Interpretation der Lücken (bzw. der Felder mit einem "(+)" oder einem "(-)" in den Tabellen VII und VIII.

Dass in einer bestimmten Z_a/Z_b - Situation für ein bestimmtes Grundmuster kein Beispiel bekannt ist, kann einen von drei möglichen Gründen haben: a) Beobachtungsdefizit, b) Fehlen der kognitiven oder Verhaltens-Voraussetzungen bei den untersuchten Primatenarten ("causal constraint") oder c) "Nicht-Angepasstheit", d.h. negative Wirkungen der betreffenden Interaktionsform in der zugeordneten Z_a/Z_b - Situation für beide beteiligten Mitglieder. Im konkreten Einzelfall werden wir bei einem solchen "leeren Feld" zuerst die letzte Möglichkeit abzuklären versuchen. Dies ist hier besonder interessant, da die heikle Frage der Adaptivität des Verhaltens bei diesem Vorgehen einmal nicht als funktionelle Erklärung vorgefundener Merkmale (mit all ihren komplexen Verzweigungen, vgl. Kummer 1971), sondern als Erklärung für das Nichtvorkommen theoretisch möglicher Formen angegangen werden kann. Wäre aufgrund der funktionellen Ueberlegungen eigentlich kein "leeres Feld" zu erwarten, so lohnt sich eine Untersuchung der Möglichkeit b)¹ (wobei auch an Unterschiede zwischen den Mitgliedern zu denken ist) und schliesslich, wenn alle diese Ueberlegungen auf ein Beobachtungsdefizit hindeuten, eine gezielte Untersuchung unserer Tiere in den fraglichen Z_a/Z_b - Situationen.

1

(Anmerkung auf S. 73)

Tabelle VII:

Kombinationsmatrix aller Typ 1 - Interaktionsgrundmuster
 Tab. V, linke Kolonne) mit allen Z_a/Z_b -Kombinationen
 (Tab. III, Variante b) in Typ 1 - Situationen.

	Z_a/Z_b	Z_1/Z_1	Z_2/Z_2	Z_3/Z_3	Z_4/Z_4	Z_5/Z_5	Z_6/Z_6
Grundmuster							
1.1		+	+	+	(+)	+	+
1.2		+	-	+	-	-	+
1.3		(+)	+	+	-	+	-
1.4		+	+	+	-	-	-
1.5		+	+	-	-	-	(+)
1.6		+	(+)	-	-	-	(+)
1.7		+	+	-	-	-	(+)
1.8		+	(+)	-	-	+	+
1.9		+	+	-	-	-	+
1.10		+ ¹	+ ¹	-	-	-	-

+ Das Grundmuster wurde in diesem Kontext beobachtet (bei einer der für das Inventar geprüften Arten, S. 36).

(+) Es sind keine sicheren Beobachtungen des Grundmusters in diesem Kontext bekannt; sein Vorkommen erscheint aber wahrscheinlich.

- Das Grundmuster wurde in diesem Kontext nicht beobachtet; mögliche Gründe dafür werden im Text diskutiert.

¹ Dieses Grundmuster ist bisher nur bei Menschen bekannt; es könnte aber eventuell auch bei Schimpansen vorkommen (S. 59).

Tabelle VIII:

Kombinationsmatrix aller Typ 2 - Interaktionsgrundmuster (Tab. V, rechte Kolonne) mit allen Z_i/Z_j - Kombinationen (Tab. III, Variante b) in Typ 2 - Situationen. (Obere Zelle im Feld: $M_i - Z_a$ mit $M_j - Z_b$; untere Zelle im Feld: $M_i - Z_b$ mit $M_j - Z_a$; gleiche Zeichen wie in Tab. VII)

Z_a/Z_b	Z_1/Z_2	Z_1/Z_3	Z_1/Z_4	Z_1/Z_5	Z_1/Z_6	Z_2/Z_3	Z_2/Z_4	Z_2/Z_5	Z_2/Z_6	Z_3/Z_4	Z_3/Z_5	Z_3/Z_6	Z_4/Z_5	Z_4/Z_6	Z_5/Z_6
Grund- muster	$+/+$	$-/+$	$+/-$	$-/+$	$-/+$	$+/+$	$+/-$	$-/+$	$-/+$	$+/+$	$-/+$	$+/+$	$-/+$	$-/+$	$+/+$
2.1	$+/+$	$+/+$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$+/+$	$+/+$
2.2	$+/+$	$+/+$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$+/+$	$+/+$
2.3	$+/+$	$+/+$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$+/+$	$-/-$
2.4	$+/+$	$+/+$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$+/+$	$-/-$
2.5	$-/-$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$
2.6	$1/1$														
2.7	$+/+$	$+/+$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$-/+$	$-/-$	$-/-$	$-/-$	$-/-$	$+/+$
2.8	$+/+$	$+/+$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$+/+$
2.9	$+/+$	$+/+$	$+/+$	$-/-$	$-/-$	$+/+$	$+/+$	$-/+$	$-/+$	$+/+$	$+/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$	$-/+$

1 Beim Grundmuster 2.6 zeigen sich die angestrebten Z_a und Z_b in unterschiedlichen angestrebten Richtungen: Z_1 bis Z_6 sind sowohl in Z_a wie in Z_b in unterschiedlichem Grad eingeschlossen (vgl. Kap. 3.4).

Als Beispiel für das geschilderte Vorgehen möchte ich hier kurz das fragliche Vorkommen von Interaktionen des Grundmusters 1.6 in Z_2Z_2 -Situationen besprechen: das zuerst mit Z interagierende M. behält, als "Besitzer", die Z-Nutzung, während M., eventuell gehemmt, dies respektiert. Funktionelle Überlegungen lassen ein solches Interaktionsmuster in Situationen (Z_2/Z_2), wo M. und M., beide mit derselben Umweltkomponente spielerisch umgehen wollen, nicht zum vornherein als unangepasst und nachteilig erscheinen. Für M. kann es Vorteile bringen, Z zur "motorischen Übung" und Anregung zu "besitzen", wie auch an Z spielerisch die erfolgreichen "Besitzer"-Taktiken für den späteren "Futter-Ernstfall" zu lernen. Auch die Betrachtung der nötigen Verhaltensmechanismen gibt keine überzeugenden Gründe für ein Fehlen dieses Interaktionsmusters bei den untersuchten Primatenarten; das Grundmuster ist verschiedentlich im Futterkontext beobachtet worden, und seine möglichen Differenzierungsmechanismen sind nicht an diesen Kontext gebunden (S. 56). Es erscheint also lohnend im Kontext des gemeinsamen Manipulierens und Spielens mit Objekten nach "Objekt-Besitz" und Anzeichen für Hemmung auf Seiten des "Zuschauers" zu suchen. Die diesbezüglichen Hinweise (aber nicht Beweise) aus meinen Explorationsversuchen mit den Meerkatzen sind im Kapitel 5.3 aufgeführt. Fehlen für eine Tierart oder Mitgliedergruppe, trotz gezielten Untersuchungen, weiter die Beweise für das Vorkommen solcher Interaktionen, so lassen sich daraus wieder funktionelle Rückschlüsse ziehen.

3.4 Erweiterung des Minimalmodells der Oekozozialinteraktion

Das am Anfang dieses Kapitels eingegrenzte Minimalmodell der Oekozozialinteraktion kann einerseits durch die Vergrößerung der Zahl der beteiligten Tiere, andererseits durch den Einbezug von repräsentierten und/oder vorgestellten Z-Bezugssituationen oder M.-Partnern, über die "Hier - und - Jetzt" - Situation hinaus, erweitert werden. Mit diesen Erweiterungen der Minimalsituation haben wir bei der Beobachtung von freilebenden Primatengruppen immer zu rechnen. Auch für Gefangenschaftsgruppen (wie die Weisskehlmeerkatzen-Gruppe) gilt natürlich die erste Erweiterungsdimension, während das Ausmass der Verhaltenskoordination über die "Hier - und - Jetzt"-Situation hinaus v.a. von der Grösse und Strukturierung des zur Verfügung stehenden Raumes abhängt. Da ich mich

1

Die Beschränkung der möglichen Kontexte, die sich aus dem Differenzierungsmechanismus für die einzelnen Interaktionsmuster ergibt, lässt sich weitgehend aus deren Besprechung im vorigen Abschnitt ableiten.

bei der Besprechung der einzelnen Grundmuster weitgehend auf Beispiele aus solchen Situationen stützte, habe ich dort immer schon eine Rückführung der Interaktionsstruktur auf die Modellsituation vorgenommen, soweit das nötig war. Hier sollen einerseits die Rückführungskriterien klargelegt werden und andererseits mögliche nicht-rückführbare, erweiterte Interaktionsmuster besprochen werden.

Wieweit treten bei Beteiligung von mehr als zwei Tieren an einer Oekosozialinteraktion Formen auf, die wir in unserem Inventar nicht erfasst haben? Bei meinen Beobachtungen an den Meerkatzen und beim Studium der Literatur zur Zusammenstellung des Inventars habe ich festgestellt, dass sich die meisten Oekosozialinteraktionen in der Gruppe auf die Grundmuster in der Zweiersituation zurückführen lassen. Dies ist möglich indem entweder die "Rollen" von M_i und M_j in der Interaktion auf zwei Parteien von mehreren Tieren verteilt sind, oder indem ein Tier (als M_i) mehreren Tieren (als M_j , oder umgekehrt) gegenüber steht. Letzteres ist besonders in Situationen des Konflikts um ein begehrtes Z zu sehen, wenn ein hochrangiges Tier (Muster 1.5) oder "Besitzer"-Tier (Muster 1.6) Z monopolisieren kann, während eine ganze Reihe von Gruppenmitglieder (in der " M_j -Rolle") dabeisitzen und eventuell durch verschiedene Taktiken versuchen, einen kleinen Z -Anteil zu erhalten; dazu gehört auch der Versuch von M_j -Tieren, untereinander oder von Dritten Unterstützung zum Vertreiben von M_i zu erhalten (vgl. S. 54 ff.). Ein Beispiel für die Verteilung der "Rollen" von M_i und M_j je auf mehrere Tiere geben die auf S. 60 erwähnten "Raubzüge" von Savannenpavianen auf Getreidefelder (Muster 2.2), wo ein, oder oft auch mehrere Männchen (M_i) sich am Waldrand auf Ausguckposten setzen, während andere Gruppenmitglieder (M_j) still ins Feld zu schleichen versuchen (Maples et al. 1976).

Wirklich neue, nicht vollständig rückführbare Interaktionsformen beim Zusammenwirken von mehreren Tieren sind aufgrund theoretischer Ueberlegungen am ehesten durch Ausbau der Muster 1.2, 2.2, 2.6 und 2.9 zu erwarten, wenn in der Interaktion nicht nur zwei, sondern mehrere zusammenwirkende "Rollen" unterschieden werden können. In diese Richtung wäre also weiter zu suchen; hier kann ich aus Raumgründen aber nicht näher darauf eingehen.

Wenn wir über die Minimalsituation von zwei beteiligten Tieren hinausgehen, wird zusätzlich die "Gruppengröße", d.h. die Zahl der in einer bestimmten Z-Situation gemeinsam engagierten Tiere, zu einer Variablen, die adaptiv modifiziert und als Durchschnittstendenz unter Selektionsdruck optimiert werden kann. Diese Frage wird in diesem Rahmen nicht weiter behandelt; ich verweise auf die Diskussion der funktionellen Aspekte der Gruppengröße durch Kummer (1971) und die korrelative Übersicht über das vorhandene Feld-Material zur "Fressgruppen"-Größe durch Clutton-Brock and Harvey (1977).

Die zweite Erweiterung der Minimalsituation stellt grundsätzlichere methodische Probleme. Ein "Wegrücken" der anvisierten Z-Situation von der beobachtbaren Interaktion zwischen M_i und M_j kann auf zwei Arten erfolgen: durch Ausbilder, einer Z-Erwartung und Orientieren (eines oder beider) der Beteiligten an Z-Vorzeichen oder Z-repräsentierenden Umweltkomponenten oder, viel weitergehend, durch Sprechen über Z, d.h. Kommunikation mittels Symbolrepräsentanten von Z. In beiden Fällen kann im Prinzip das Minimalmodell angewendet werden, wenn es dem Beobachter gelingt, den Zusammenhang zwischen Z-Situation und Z-Repräsentant in der Interaktion zu erkennen und sicher nachzuweisen. Auf den Fall der sprachlichen Kommunikation über Z gehe ich hier nicht weiter ein, da diese Möglichkeit (bisher) von freilebenden Primaten nicht bekannt ist; einige Einflüsse der Sprachfähigkeit des Menschen auf das Oekosozialverhalten werden im Kapitel 6.2 diskutiert.

Im zuerst erwähnten Fall ergeben sich keine besonderen Schwierigkeiten, wenn auf die Z-repräsentierenden Umweltkomponenten (Vorzeichen, Behälter, Lokalität) in gleicher Weise reagiert wird, wie auf das erwartete "eigentliche" Z; da unsere Z-Definition ja "subjektiv" ist, also vom Verhalten der Tiere ausgeht, kann ohne weiteres jede Umweltkomponente, mit der M_i oder M_j sichtbar interagiert als Z definiert werden, ob sie nun für das Tier noch etwas weiteres repräsentiert oder nicht. Schwieriger wird es, wenn nicht eindeutig mit einer bestimmten Umweltkomponente interagiert wird, sondern einfach etwas "out there" (wie Menzel so schön schreibt) anvisiert wird. Die dabei auftretenden Verhaltensformen und die sich ergebenden methodischen Probleme sind schon bei der Besprechung der Muster 2.6 und 2.7, sowie am Schluss von Kap. 3.2 (S. 64) erwähnt worden.

Mit dem Grundmuster 2.6 habe ich sogar eine Interaktionsform ins Inventar "eingeschmuggelt", welche überwiegend in Situationen auftritt, wo Bewegungen aus dem gemeinsamen Wahrnehmungsfeld hinaus koordiniert werden sollen. Soweit ich das aus publizierten Berichten zur Führung und Bewegungskoordination in freilebenden Primatengruppen beurteilen kann, lassen sich alle dabei auftretenden Oekosozialverhalten auf die Grundmuster 1.1 bis 1.3, 2.1 und 2.5 bis 2.8 zurückführen, bzw. als Varianten dieser Grundmuster beschreiben. Zwei solche Varianten möchte ich hier noch kurz erwähnen. Muster 2.5 kann in der Variante des "herding behaviour" eines dominanten M_i gegenüber M_j -Z auftreten. M_j wird dadurch entweder spezifisch aus der Nähe gruppenfremder Tiere zurückgeholt (Papio ursinus: Hamilton et al. 1975); dabei wird es zu einer Frage der Gruppendifinition, ob hier von Oekosozialverhalten oder von triadischem Sozialverhalten gesprochen werden soll, wie z.B. beim Hüteverhalten der Mantelpavianmännchen (Kummer 1968 b). Oder M_i holt M_j einfach aus der "falschen" Richtung zurück, oder näher zu sich heran, als Bestandteil seines Führungsverhaltens. Eine interessante Variante zum Muster 2.8 hat Lawick-Goodall (1971) von den Gombe-Schimpansen beschrieben. Die älteren Kinder des alten Weibchens Flo "erfanden" die Taktik, ihren jüngsten Bruder Flint als "Lockvogel" ("solicitation") einzusetzen, um ihre Mutter dazu zu bewegen, endlich mit Termitenfischen aufzuhören und mit ihnen weiterzuziehen. Für spezielle Untersuchungen der Führungsthematik ist sicher eine Detaillierung der erwähnten Grundmuster zu einem Teilinventar dieser besonderen Oekosozialverhaltensformen von Nutzen. Ich verweise dazu auf die Untersuchungen von Stolba (1979) und Sigg (1980) am Mantelpavian.

Das Beispiel einer Verteidigung von antizipiertem, bzw. erwartetem Futterbesitz durch ein aktuell vom Futter noch ausgeschlossenes Tier zeigt, welche Komplexität ein Grundmuster (hier Muster 1.5) annehmen kann. In dem von Fifield and Stephenson (1978) berichteten Beispiel frass das α - δ in einer Gruppe von Bärenmakaken (Macaca arctoides) einen toten Spatzen, beobachtet von anderen Tieren der Gruppe, das ranghöchste Tier unter den "Zuschauern" (ein adultes Weibchen) vertrieb mehrmals Tiere, die dem α - δ "zu nahe" kamen, um gleich wieder zum "Warten" zurückzukommen. Erst nach über 30 Min. konnte sie sich den Kadaverrest, den das α - δ jetzt achtlos vor sich liegen hatte, blitzschnell schnappen und sich damit in Sicherheit bringen.

Nicht nur die Z-Situation, auch die Reaktion des Partners (bzw. der Partner) kann von einem Mitglied in der Oekosozialinteraktion erwartet, bzw. vorgestellt

werden (vgl. Kap. 4.2). Für Antizipieren bzw. Erwarten der Partnerreaktion bietet das Verhalten sowohl von Maja (anschleichen) wie von Samanga (zu früh eingreifen) in dem schon mehrfach zitierten Szenenprotokoll (S. 37/38) ein Beispiel. Weitere Beispiele habe ich bei der Besprechung des Musters 1.5/2.5 erwähnt. Im Fall eines vorgestellten Partnerverhaltens könnten von M_i ausgehende Hemmungs- oder Aktivierungstendenzen bezüglich M_j-Z_a über die eigentliche Begegnungssituation hinaus auf alle Fälle von M_j-Z_a wirken, unabhängig von An- oder Abwesenheit von M_i . Wieweit dies auch ohne sprachliche, bzw. denkerische M_i -Repräsentation und M_j-Z_a -Anweisungen und -kontrollen möglich ist, ist meines Wissens bei nichtmenschlichen Primaten noch nie untersucht worden. Nach meinen Beobachtungen an den Meerkatzen kann die nur akustische Präsenz eines bekannten dominanten Tieres ein inferiores Tier in seinem Verhalten entscheidend hemmen (vgl. Kap. 5.2). Auch bei der Erfassung solcher Beeinflussungsphänomene gelangen wir aber wieder an die Grenzen der Leistungsfähigkeit der objektiven Methoden der Verhaltensforschung.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass wir erstaunlicherweise, trotz den Erweiterungen unseres einfachen Grundmodells der Oekosozialinteraktion durch die Komplikationen des Gruppenlebens und der kognitiven Fähigkeiten der Primaten, mit den wenigen Grundmustern unseres Inventars alle wesentlichen Formen des Oekosozialverhaltens erfassen können. Je nach Fragestellung lassen sich jedoch differenziertere Teilinventare erstellen, und dabei kann der Erfassung erweiterter Oekosozialsituationen besonderes Gewicht gegeben werden. Schliesslich ist zu betonen, dass die Vollständigkeit des hier zusammengestellten Inventars zwar nach verschiedenen Kriterien geprüft worden ist, dass aber dennoch Ergänzungen möglich sind, sei es durch Verhaltensformen in besonderen, bisher nicht beachteten Situationen, oder durch Einbezug weiterer Primatenarten.

3.5. Zusammenfassung

Aus eigenen Beobachtungen an Weisskehlmeerkatzen und aus Beobachtungen anderer Autoren über verschiedene katarrhine Primaten (v.a. Paviane, Makaken, Schimpansen) wurde ein vorläufiges, deskriptives Inventar von Szenen mit Oeko-

sozialinteraktionen zusammengestellt. Dieses "Rohinventar" wurde nach folgenden zwei Kriterien auf Vollständigkeit geprüft, systematisiert und vereinfacht: Erfassung aller möglichen, gemeinsamen Umwelt-Bezugsituationen - (Umwelt wird dabei "subjektiv", d.h. von den Reaktionen der Tiere her definiert) - und Erfassung aller möglichen Formen gegenseitiger Beeinflussung und Bezugnahme. Beim zweiten Kriterium wurden die allgemeinsten formalen Kategorien des Zusammenhandelns und der Beeinflussung zwischen zwei Komponenten eines lebenden Systems zugrundegelegt, und diese durch die primatenspezifischen Möglichkeiten (insb. soziales Lernen) ergänzt. Auf diese Weise ist es möglich, die Vielfalt der beobachteten Einzelszenen von Oekosozialverhalten auf 16 formale Interaktions-Grundmuster zurückzuführen, von denen nur drei sowohl gegenüber Umweltsituationen vorkommen, die von den beteiligten, aufeinander bezogenen Mitgliedern gleichzeitig perzipiert werden, wie gegenüber solchen, die nicht gleichartig perzipiert werden. Diese Grundmuster der Oekosozialinteraktionen werden anhand von Beispielen ausführlich besprochen und diskutiert. Es wird gezeigt, wie die Grundmuster, welche ja nicht funktionell definiert sind, danach eingeordnet werden können, wie das Oekosozialverhalten eines Mitglieds den Wert der Umweltkomponenten für die anderen Mitglieder beeinflussen kann. Die Diskussion der Möglichkeit, Oekosozialverhalten über die "Hier-und-Jetzt"-Situation hinaus, durch Einbezug von repräsentierten und/oder vorgestellten Umweltsituationen und Partnern, zu erfassen, zeigt eine Grenze der objektiven Verhaltensforschung auf.

4. OEKOSOZIALVERHALTEN IN DER BEZIEHUNG

Mitglieder von Primatengruppen interagieren nicht zufällig und beliebig; ihre Interaktionen sind im Rahmen von persönlichen Beziehungen geordnet. In diesem Kapitel untersuchen wir nicht Einzelszenen oder Grundmuster des Oekosozialverhaltens, sondern Regelmässigkeiten, die über einen längeren Zeitraum zwischen zwei Gruppenmitgliedern bestehen können. Die Betrachtung von Beziehungen vom Oekosozialverhalten her führt uns zu einer Reihe von Fragen, die hier aufgeworfen und kurz diskutiert, aber nicht eingehend behandelt werden können. Welches sind geeignete Kategorien und Masse zur Beschreibung der Regelmässigkeiten in den Oekosozialinteraktionen von Beziehungspartnern? Wieweit ergeben sich Korrelationen mit dyadisch-sozialen Beziehungsmassen, mit Umweltbedingungen und mit oekologischen und sozialen Vor- und Nachteilen der beteiligten Mitglieder? Wie kommt es zur Herausbildung und Aufrechterhaltung der Beziehungsstabilität (die ja den Regelmässigkeiten im Oekosozialverhalten zugrunde liegt)? Da es sich dabei um eine "dynamische Stabilität" (Hinde and Stevenson-Hinde 1976) handelt, ist auch zu fragen, wie sich eine Beziehung vom einen stabilen Zustand zum anderen verändern kann, und welche Rolle dabei das Oekosozialverhalten spielt. Bei der folgenden kurzen Besprechung dieser Fragen stütze ich mich weitgehend auf theoretische Ueberlegungen und auf Beobachtungen anderer Autoren, da der Schwerpunkt meiner Beobachtungsarbeit nicht bei diesem Thema, sondern bei der Frage der Differenzierung und Regulation in der Gesamtgruppe lag.

4.1. Dimensionen der Beziehungsbeschreibung

Im Verhalten stellt sich die soziale Beziehung zweier Primaten als Inhalt, Qualität und zeitliches Muster der zwischen ihnen ausgetauschten Interaktionen dar (Hinde 1974, 1975 a). Das Beziehungsnetz in Primatengruppen wird deshalb meist durch eine Kombination von Distanzmassen und Interaktionsmassen beschrieben (z.B. Kummer 1968 b). Eine breit angelegte Zusammenstellung und Diskussion verschiedener Dimensionen zur Beschreibung und Unterscheidung sozialer Bezie-

hungen bei Menschen und nicht-menschlichen Primaten hat Hinde (1976) vorgenommen. Die erwähnten Verhaltenskriterien von Inhalt, Qualität und zeitlichem Muster (Abfolge und Häufigkeit) der Interaktionen werden dabei weiter ausgeführt und mit verschiedenen in der Psychologie und Gruppendynamik verwendeten Beschreibungsdimensionen verglichen. So kann die "Inhalt"-Dimension, d.h. die Charakterisierung von Beziehungen nach den darin auftretenden Interaktionstypen, spezifiziert werden als Frage nach der Vielfalt unterschiedlicher Interaktionstypen in der Beziehung, nach der Nähe oder "Intimität" der Partner in den Interaktionen und nach dem Ausmass der Gegenseitigkeit (bzw. Symmetrie) vs. Komplexität ihrer Interaktionen. Hinde geht bei seiner Diskussion nicht besonders auf den Aspekt der Verhaltensdifferenzierung und -koordination gegenüber der Umwelt, also das Oekosozialverhalten, ein. Die von ihm erwähnten Kriterien sind aber so breit angelegt, dass sie sich auch für eine beschreibende Bestandsaufnahme dieses Aspektes von Primatenbeziehungen eignen. Durch eine getrennte Erfassung des Anteils von dyadischsozialen Interaktionen, triadischsozialen Interaktionen und oekosozialen Interaktionen an der gesamten Interaktionszeit ergibt sich zudem eine weitere Dimension der Beziehungsbeschreibung. All diese Möglichkeiten sollen hier nicht weiter besprochen werden; einige Beziehungsmasse werden jedoch bei der Behandlung spezifischer Fragen wieder auftauchen. Hier genügt es festzuhalten, dass zur Erfassung von Regelmässigkeiten im Oekosozialverhalten die bestehenden und erprobten Kategorien der Beziehungsbeschreibung angewandt werden können. Soweit ich das beurteilen kann, ist der oekosoziale Aspekt von Primatenbeziehungen aber bisher nicht in seiner Gesamtheit, sondern immer nur in Teilbereichen untersucht worden.

4.2 Differenzierung und Stabilisierung in der Beziehung

Die Stabilität der sozialen Beziehung, welche in den Interaktions-Regelmässigkeiten der Partner zum Ausdruck kommt, ist eine "dynamische Stabilität" (Hinde and Stevenson-Hinde 1976). Kurzfristig können Abweichungen von den beziehungs-typischen Regelmässigkeiten auftreten, die aber mittelfristig durch geeignete Stabilisierungs- oder Regulationsmechanismen ausgeglichen werden; und langfristig können sich die Beziehungscharakteristika graduell verschieben oder von einem stabilen Zustand zu einem anderen "springen". Darin gleichen die Beziehungsvariab-

len vielen anderen Variablen, die in lebenden Systemen in einem "steady state" gehalten werden. Die dynamische Stabilität von Beziehungen kann denn auch mit Konzepten der Systemtheorie (Watzlawick et al. 1969) und der Kontrolltheorie (Hinde and Stevenson-Hinde 1976) erfasst werden. Das Verhalten in der Beziehung stellt sich in einem Sollbereich oder Normbereich ein; Abweichungen werden durch Eigen-Kontrolle (indem der Sollbereich aktiv als Zielzustand angestrebt wird) oder durch gegenseitige Kontrolle (mittels normwiederherstellenden Interventionen) oder durch beides verhindert bzw. beantwortet. Wenn die Abweichungen über ein bestimmtes Mass hinausgehen, findet in vielen Fällen eine "Neu-Kalibrierung" der Beziehung statt, d.h. die Sollbereiche für die Interaktionen werden neu festgelegt (vgl. Watzlawick et al. 1969); auf diese Möglichkeit werde ich im Kap. 5 noch eingehen.

In welcher Weise kann nun die Stabilisierung von Oekosozialinteraktionen in der Beziehung zustande kommen? Generell kann sicher davon ausgegangen werden, dass die Differenzierungs- und Stabilisierungsprozesse auf den (vor jeder Interaktion) bestehenden Unterschieden und Gemeinsamkeiten der "Mitgliedereigenschaften" von M_i und M_j aufbauen, die dann im gemeinsamen Handeln gegenüber Z bestätigt, vergrößert oder verkleinert werden. Dabei bilden die Tiere auf verschiedene Weise Erwartungen über das Oekosozialverhalten des Partners aus, welche zur Verhaltensstabilisierung beitragen.

Welche "Mitgliedereigenschaften" sind für die Differenzierung relevant? Die wesentlichen Merkmale können theoretisch hergeleitet werden aus der Ueberlegung, in welchen Eigenschaften sich zwei Mitglieder mindestens unterscheiden müssten, damit sie miteinander alle Oekosozialinteraktionen unseres Inventars (Tab. V) realisieren können. Es sind dies einerseits mittelfristig-stabile Merkmale von M_i , welche sein Verhalten gegenüber Z bestimmen, (und worin er sich von M_j unterscheiden kann), wie Kampfstärke, Eignungen zum Umgang mit bestimmten Z (z.B. Erfahrungen, Geschicklichkeit), generelle Motivation zum Umgang mit unbekannten, potentiell-gefährlichen Z ("arousal"-Niveau), spezifische Motivationen gegenüber Z. Andererseits sind auch jene mittelfristig stabilen Merkmale von M_j wichtig, welche seine Möglichkeiten zur Beeinflussung von M_i -Z bestimmen, wie Kampfstärke, Ausrüstung mit Signalen mit Appell-, Auslöser- und Hemm-

Wirkung, Vorbildeigenschaften, Fähigkeit zum Voraussagen des Partnerverhaltens, Fähigkeit zur corticalen Kontrolle des eigenen Verhaltens. Ich bin mir bewusst, dass diese Liste noch erweitert werden könnte und dass auch andere Einteilungen möglich wären; zudem ist es keineswegs einfach, diese Mitgliedeigenschaften empirisch zu erfassen. Diese Unsicherheitsfaktoren können in Kauf genommen werden, denn sie berühren den grundsätzlichen Punkt nicht, auf den ich hier hinweisen will.

Diese Aufstellung soll zeigen, dass für das Verständnis der funktionellen Verhaltensdifferenzierung die traditionelle Charakterisierung der Beziehungspartner nach Alter, Geschlecht und Rang (und vielleicht noch Verwandtschaft) nicht ausreicht. Diese Merkmale sind zwar für den Beobachter am leichtesten feststellbar - wie und wieweit die Tiere untereinander Alter, Geschlecht und Verwandtschaft feststellen, wissen wir allerdings nicht sicher - aber sie sind für unsere Fragestellung nur indirekt relevant, soweit sie mit den obengenannten Eigenschaften korreliert sind.

Mit einer funktionellen Betrachtung der Beziehung vom "Wert" her, den die Sozialpartner füreinander haben, postuliert Kummer (1978), dass ein Primate auf verschiedene Weise die Eigenschaften, Tendenzen und Verfügbarkeit seiner Beziehungspartner zu seinen Gunsten zu beeinflussen versucht. In Bezug auf den oekosozialen Aspekt der Beziehung wäre somit zu untersuchen, ob und wie M_i die obengenannten Mitgliedeigenschaften von M_j so beeinflussen kann, dass sich damit seine Möglichkeiten zur Z-Nutzung verbessern (s. dazu Kap. 4.3).

Nun genügen aber in den meisten Fällen die unterschiedlichen Mitgliedeigenschaften nicht für eine stabile Verhaltensdifferenzierung in der Beziehung, sondern sie werden ergänzt durch in der Oekosozialinteraktion selbst wirkende Differenzierungs- und Stabilisierungsprozesse, insbesondere die Ausbildung von Erwartungen. Theoretisch gibt es dabei vier Möglichkeiten der Erwartungsbildung, die miteinander kombinierbar sind. M_j kann die Bedingungen und Wirkungen a) des Verhaltens von M_j gegenüber seinem M_j -Z, b) des Verhaltens von M_i gegenüber Z (bzw. dessen Auswirkungen auf seine M_j -Z -Möglichkeiten), und die Wirkungen c)

seines M_j -Z-Verhaltens auf M_i sowie d) seines Verhaltens gegenüber M_i -Z (auf M_i) lernen und entsprechende Erwartungen bilden.

Bisher haben wir von den Erwartungen der Tiere gesprochen, ohne Verhaltenskriterien zu formulieren, nach denen diese objektiv erfasst werden können; das soll jetzt explizit getan werden. Allgemein gesagt lässt jedes vorwegnehmende Verhalten den Schluss auf zugrundeliegende Erwartungen zu. Spezifischer ausgedrückt heisst das, dass von einer bestimmten Erwartung gesprochen werden kann, wenn ein Tier ein bestimmtes Vermeidungs- oder Appetenzverhalten zeigt, das auf nur andeutungsweise oder noch gar nicht vorhandene Reizsituation ausgerichtet ist, welche von Sozialpartnern oder Umweltkomponenten im jetzigen Wahrnehmungsfeld ausgehen können. Eine "per exclusionem-Definition" könnte so lauten: Erwartungsverhalten ist jenes Verhalten eines Tieres, welches zwar auf die Umwelt in seinem unmittelbaren Wahrnehmungsbereich gerichtet ist, aber vom Beobachter nicht als Reaktion auf im Moment wirksame Reize, sondern nur als Reaktion auf in gleicher Gesamtsituation vom Tier früher erfahrene (und deshalb wieder zu erwartende) Reize, bzw. Umwelteinwirkungen verstanden werden kann.

Damit sind einerseits Fälle von ungerichtetem Appetenzverhalten, bei dem die Erwartungen kaum objektivierbar sind, ausgeschlossen, und andererseits auch jene Fälle, wo das beobachtete Verhalten weder auf die situativ vom Beobachter feststellbaren Reize passt, noch auf früher mit diesem Reiztyp gemachte Erfahrungen rückführbar ist. Diese "Definition" des Begriffs geht also davon aus, dass eine sichere Zuordnung von Verhalten und Reizsituation durch reine Beobachtung nicht immer möglich ist, und zeigt damit auch die methodischen Grenzen der objektiven Verhaltensforschung.

Diese Kriterien gelten natürlich nicht nur für Erwartungen bezüglich des Oekosozialverhaltens, sondern für alle Formen der Erwartungsbildung, auch im (dyadischen) Sozialverhalten, im triadischen Verhalten und im Verhalten gegenüber der Umwelt (S. 75). Als Beispiel aus dem Oekosozialverhalten ist das "Anschleichen" von Maja und das "Eingreifen" von Samanga im Szenenprotokoll auf S.37 schon kurz erwähnt worden (S. 77). Majas Anschleichen, mit häufigen Kontrollblicken zu Samanga, ihr Zögern oder "Erstarren", wenn Samanga zu ihr hinblickt, ist nur zu verstehen als Ausdruck ihrer Erwartung, Samanga werde jeden Augenblick gegen ihre Annäherung zur (und Beschäftigung mit der) Federzug-Apparatur

intervenieren (was sie ja dann in Interaktionsszene 7 wirklich tut). Umgekehrt lässt sich Samangas Verhalten als Ausdruck ihrer Erwartung verstehen, Maja verschaffe sich (und ihr) durch ihre Beschäftigung mit dem Federzug Futter.

Wieweit sind nun solche Erwartungen, an der Stabilisierung der Oekosozialinteraktionen in der Beziehung beteiligt, wieweit handelt es sich also um "normative Verhaltenserwartungen"?¹ Auf beobachtbares Verhalten bezogen lässt sich die Frage folgendermassen formulieren: Wieweit gibt es in der Beziehung zwischen M_i und M_j Verhalten von M_i , welches Abweichungen des Oekosozialverhaltens von M_j aus dem Normbereich verhindert, indem es das passende M_j -Verhalten immer wieder verstärkt und/oder abweichendes M_j -Verhalten korrigiert oder bestraft. (Dasselbe ist natürlich auch mit vertauschten "Rollen" möglich.) Dazu möchte ich zuerst einige Beispiele darstellen und von einem funktionellen Standpunkt aus diskutieren, und dann kurz auf Möglichkeiten der oekosozialen Kontrolle in einer Dominanzbeziehung zu sprechen kommen.

Vorwegnehmendes Verhalten kann in bestimmten Situationen eine Aufforderungswirkung auf den Partner haben, und auf diese Weise kann ein Partner das passende Verhalten des anderen Partners immer wieder verstärken und die Beziehung in diesem Aspekt stabilisieren.

Die bekanntesten Beispiele stammen aus dem komplementären, dyadischen Sozialverhalten: "Lause-Aufforderung" durch Einnehmen einer Stellung, in der man üblicherweise gelaust wird, und "Spiel-Aufforderung", durch Einnehmen einer wegrennbereiten Stellung oder durch "erwartungsvolles" Wegrennen. Vorwegnehmendes (nicht-spielerisches) Ausweichen oder Wegrennen des Inferioren in dyadisch-sozialen und oekosozialen Interaktionen wird im allgemeinen als Mittel zum Vermindern von Aggressionen des Dominanten angesehen. Es kann aber auch die gegenteilige Wirkung haben eine Drohung oder einen Angriff des Dominanten zu provozieren - besonders, wenn die räumlichen Verhältnisse kein Weitweggehen erlauben. Deutlich zeigt dies das folgende Meerkatzen-Beispiel aus einem oekosozialen Kontext.

1

In der sozialwissenschaftlichen Kurzdefinition werden ja Rollen beim Menschen als "Komplexe normativer Verhaltenserwartungen" bezeichnet (S. 16). Für den Mensch-Tier-Vergleich ist die Erfassung dieses Begriffs durch Verhaltenskriterien also wichtig (vgl. auch Kap. 6.2)

In den ersten Monaten nach Etablierung der Gruppe war das subadulte Weibchen Susi (=Su) rangniederstes Tier der Gruppe. Einmal fütterte ich solange hintereinander der Zwischgen (=Zw) bis alle davon genug hatten, ausser Su, welche die meiste Zeit im Hintergrund gewartet hatte. Schliesslich konnte ich Su im linken Käfigteil (=L) durchs Vorgitter Zw geben, ohne dass die vier Anderen, im rechten Käfigteil (=R) auf Brett 4 sitzend (vgl. Abb. 1), mit mehr als ein paar Blicken reagierten. Nun legte ich eine Zw in den Futterbehälter F2, der im R in der Mitte des Vorgitters, rund 1,5 m vom nächstsitzenden Tier, befestigt war; keine Reaktion der Tiere im R. Da schleicht Su vorsichtig aus dem L ins R und Richtung F2, immer wieder mit schnellen Blicken die Anderen kontrollierend, welche ihr aber alle den Rücken zuwenden und durchs Fenster auf die Strasse schauen (vgl. Abb. 1). Als Samanga einmal kurz blickt, erstarrt Su sofort, blickt weg und kratzt sich; schliesslich erreicht sie F2, holt Zw hastig heraus, und rennt damit weg "wie ein Dieb". Dadurch erregt sie die Aufmerksamkeit der Anderen: Leo nähert sich ihr einige Schritte, Samanga folgt ihr, und als Su nach L flieht, macht sie einen kurzen Verfolgungslauf und lässt dann wieder von ihr ab. Su hat Zw unterdessen gefressen. (Aus solchen Szenen entwickeln sich manchmal auch längere Jagereien auf den Inferioren.)

Rowell (1974 b) hat darauf hingewiesen, dass die Mehrzahl der "approach-retreat"-Interaktionen vom Inferioren initiiert werden; auch wenn er damit nicht jedesmal eine weitergehende Ueberlegenheitsdemonstration des Dominanten provoziert, so wird doch das Rangverhältnis in einer Beziehung (v.a. unter Gefangenschaftsbedingungen) offenbar mehr durch das vorwegnehmende Verhalten des Inferioren stabilisiert, als durch das des Dominanten. Theoretisch kann aber nicht nur ein Vorwegnehmen von negativem Verhalten, bzw. Interventionen des Partners M_i gegen ein M_i -Z-Verhalten auf diesen eine auffordernde Wirkung haben, sondern auch ein Vorwegnehmen von positiven, unterstützendem Verhalten von M_i (gegenüber M_i -Z). Eine Erwartung unterstützt zu werden, liegt wahrscheinlich vielen umweltgerichteten Aktionen eines Kindes in Anwesenheit seiner Mutter zugrunde: wie weit dadurch unterstützendes Verhalten der Mutter verstärkt wird, ist meines Wissens noch nie untersucht worden.

Bisher war nur vom Erwartungstyp a (S. 82) die Rede. Beim Erwartungstyp b kann vorwegnehmendes Verhalten von M_i , das eine bestimmte Z-Beeinflussung durch M_i -Z erwartet, nur dann dieses M_i -Z auch verstärken, wenn die Interaktion symmetrisch ist, wenn also beide für sich am Schluss eine ähnliche Chance der Z-Nutzung erwarten können. Beispiele dazu sind die koordiniert-kooperativen Jagdoperationen von Schimpansen, wo jeder sein Verhalten nach der zu erwartenden Wirkung des Partnerverhaltens auf die Beute ausrichtet. Beispiele für komplementäre Interaktionen dieses Typs gehören zum Grundmuster 1.7; wenn Samanga wartet, dass Maja durch Bedienen des Federzugs Futter zugänglich macht (S. 37), wenn Chico wartet, dass Samanga Nüsschen aus einem Jutesack herauszieht (S. 94 ff.), wenn Japanmakaken-Männchen warten, dass Juvenile eine unheimliche Puppe vom Futtergefäss herabstossen (Menzel 1966), und in vielen ähnlichen Situationen würde ein vorwegnehmendes Verhalten von M_i , ein zu frühes Eingreifen das passende Verhalten von M_i nicht verstärken, sondern vielleicht verhindern (vgl. Interaktion 7, S. 38).

Bei den Erwartungstypen c und d (S. 82) kann M_i in seinem Verhalten die Wirkung des eigenen Verhaltens auf M_i (oder M_i -Z) vorwegnehmend zu verstärken oder

abzuschwächen versuchen. Dies kann, zusammen mit Typ a und b-Erwartungen des anderen Partners (M_i) im Konfliktfall zu Eskalationen führen, indem jeder versucht den Intentionen des Partners zuvorzukommen. Ein herrliches Beispiel von jungen Schimpansen beschreibt Menzel (1974, p. 134). Im Fall von Interessekongruenz könnte eine so abgestimmte Verstärkung der M_i -Verhaltenswirkung auf M_i auch das passende M_i -Verhalten verstärken, was für diesen Beziehungsaspekt stabilisierend wäre. Ich kenne kein Beispiel einer Untersuchung dieser Möglichkeit bei Primaten.

Generell lässt sich also von einem funktionellen Standpunkt her postulieren, dass ein "Verhaltensantrag" durch vorwegnehmendes Verhalten von M_j von seinem Partner (M_i) in jenen Fällen mit dem passenden (komplementären oder symmetrischen) Oekosozialverhalten beantwortet werden wird, wo M_i daraus keinen (direkten) Nachteil oder sogar einen Vorteil in der Z-Nutzung erhalten kann. Sobald der Partner aber kein solches "Interesse" am Eingehen auf dieses Erwartungsverhalten hat, können die Erwartungen von M_j in der Beziehung nur noch "normativ" wirken, wenn M_j über Kontrollmittel verfügt, um abweichendes Verhalten von M_i aktiv zu korrigieren oder zu bestrafen.

Wie steht es nun mit den Möglichkeiten der (gegenseitigen oder einseitigen) Kontrolle des Oekosozialverhaltens unter den Mitgliedern einer Primatengruppe? Ich möchte dies hier nur für den Fall untersuchen, wo am ehesten eine einseitige Kontrollmöglichkeit des einen Beziehungspartner zu erwarten ist: wieweit kann ein dominantes Tier das Oekosozialverhalten eines inferioren Beziehungspartners "normativ" beeinflussen? Im Kap. 6.2 werde ich auf die Frage der Kontrolle in einem allgemeineren Rahmen nochmals zu sprechen kommen und werde auch auf die Unterschiede zwischen Affen- und Menschengruppen hinweisen.

Eine dominante Position ermöglicht es, allgemein ausgedrückt, einem Affen oder Menschenaffen nicht, vom inferioren Beziehungspartner spezifische Aktivitäten gegenüber Z zu verlangen. Durch aggressive Intervention kann ein dominanter M_i dem inferioren M_j zwar "lehren", wie er sich gegenüber Z (oder M_i -Z) nicht verhalten soll, aber er kann ihn nicht "lehren" wie er handeln soll - jedenfalls nicht besser als dies der Inferiore auch durch geeignete Verstärkungsmittel tun könnte. Theoretisch könnte zwar M_i den inferioren M_j auf ein bestimmtes

Verhalten festzulegen versuchen, indem er alle anderen Handlungsmöglichkeiten von M_j in dieser Situation bestraft. Dieses komplizierte Vorgehen würde nur funktionieren, wenn Z lange genug verfügbar wäre, so dass M_j "per exclusionem" lernen könnte. Aber die Kosten für M_i durch Energie- und Zeitaufwand scheinen auf jeden Fall sehr gross, wahrscheinlich zu gross im Verhältnis zum möglichen Nutzen.

Beispiele bieten folgende Szenen. Wenn ein adultes Anubispavian-Männchen, mit seinen über 30 kg Körpergewicht, einen beliebten Futtertyp in den dünnen Aesten eines Bäumchens oder Busches nicht erreichen kann, so hat er nicht die Möglichkeit ein Juveniles kraft seiner Dominanz zu zwingen, ihm dieses Futter herabzuholen; er kann nur warten, bis ein leichteres Tier von sich aus zum Fressen auf den Busch klettert, und dann von dessen "Abfall" profitieren (vgl. Muster 1.7). Bei den Gombe-Schimpansen hat Lawick-Goodall (1971) beobachtet, dass zwei Subadulte als erste herausgefunden hatten, wie ein neuer Drehverschluss an den Bananenkästen zu öffnen war. Einer der zwei (Figan) lernte, in Anwesenheit von dominanten Männchen mit dem Öffnen zuzuwarten. Die dominanten Tiere konnten Figan nicht zwingen, die Kästen zu öffnen, oder ihnen die dazu nötigen Informationen zu geben; sie konnten nur warten, bis er von sich aus öffnete – was zu langen "Warteduellen" führte.

Zwischen Dominanten und Inferioren kann es aber durch eine generelle, nicht situationsspezifische Stabilisierung der raumzeitlichen Positionen gegenüber Z auch zu einer indirekten, teilweisen Kontrolle des Oekosozialverhaltens kommen. Indem der Dominante den Inferioren nicht im Gruppenzentrum duldet und ihn in eine periphere Gruppenposition drängt, erhöht er die Wahrscheinlichkeit, dass jener als erster neuen, unbekannten und gefährlichen Umweltkomponenten begegnet. Periphere Tiere – nicht nur an die Periphere Vertriebene, sondern auch solche die freiwillig, aufgrund ihrer besonderen Motivationslage, die Gruppenperipherie aufsuchen – sind "prädestiniert" für Wächter-, Alarmier- und Entdeckerfunktionen. Ich verweise hier auf die Arbeit von Sigg (1980), der die oekosozialen Aspekte der Zentral-Peripher-Differenzierung in Mantelpavian-Einmanngruppen eingehend untersucht hat.

Eine letzte, ebenfalls indirekte Möglichkeit des Dominanten, das Oekosozialverhalten in einem gewissen Masse zu kontrollieren, basiert auf der "Aufmerksamkeitsstruktur" (Chance 1967). Da der Inferiore vom Dominanten in engen räumlichen Verhältnissen immer Angriffe befürchtet, wird in Gefangenschaftsgruppen

praktisch jede Bewegung der ranghohen Tiere von den Inferioren im näheren Umkreis aufmerksam verfolgt. Aber auch in Freilandgruppen kommt den dominanten Tieren i.a. ein hohes "Ansehen" (im wörtlichen Sinn) zu. Dadurch hat ein Dominanter bessere Chancen als ein Inferioren, als Vorbild beachtet zu werden, und so zu bestimmen, welche Z-Situationen aufgesucht und wie diese "behandelt" werden sollen. Sollte die Aufmerksamkeit der Inferioren nachlassen, so kann der Dominante diese "Norm" wiederherstellen, indem er durch Imponierverhalten die Aufmerksamkeit auf sich lenkt. Seine Kraftdemonstrationen genügen aber nicht, um die Inferioren im Ausmass der sozialen Erleichterung (Muster 1.1/2.1), des Beobachtungslernens (2.9) und der Imitation (1.9) zu kontrollieren.

Gesamthaft scheinen die Kontrollmöglichkeiten eines dominanten Primaten über das Oekosozialverhalten seines inferioren Beziehungspartners recht unvollständig und mehrheitlich indirekt zu sein. Verhaltenserwartungen können sich offenbar in Beziehungen von nichtmenschlichen Primaten nur in sehr beschränktem Masse normativ auswirken. Diese Aussagen sind aber provisorisch, da die hier aufgeworfenen Fragen bisher bei Primaten nicht systematisch untersucht worden sind.

4.3 Einflüsse des Oekosozialverhaltens auf die soziale Beziehung

Die "dynamische Stabilität" von Primatenbeziehungen beinhalten die Möglichkeit der (graduellen oder sprunghaften) Beziehungsveränderung. Auch die zwischen M_i und M_j ausgetauschten Oekosozialinteraktionen können auf verschiedene Weise zur Veränderung ihrer Beziehung beitragen.¹ Grundsätzlich lassen sich dabei drei Möglichkeiten unterscheiden. M_i kann durch bestimmte Formen seines Oekosozialverhaltens mit M_j a) die Mitgliedseigenschaften und Tendenzen von M_j gegenüber Z (bleibend) verändern, b) den Z-Wert (vgl.S. 66) so verändern, dass dies situativ (positive oder negative) Folgen für M_j -Z hat, und c) in der gemeinsamen Auseinandersetzung mit Z soziopositives oder -negatives Verhalten

¹

Dabei dürfen natürlich in den Beziehungsmassen (S. 79) diese Oekosozialinteraktionen nicht enthalten sein.

direkt auf M_j richten; diese Einflüsse können einseitig oder gegenseitig erfolgen, und jede der drei Formen kann verschiedene Auswirkungen auf die Beziehung als Ganzes haben. Durch Beeinflussung der Häufigkeit dieser Oekosozialinteraktionen, mit ihren positiven und negativen Wirkungen auf den Partner, können die Umweltbedingungen einen indirekten modifizierenden (und selektionierenden, vgl. Kap. 6.1) Einfluss auf die sozialen Beziehungen in einer Primatengruppe haben. Im folgenden werde ich die drei erwähnten Wirkungstypen des Oekosozialverhaltens in dieser Reihenfolge kurz besprechen und schliesslich eine Hypothese zur Veränderung der sozialen Beziehungen von Primaten unter Gefangenschafts-Umweltbedingungen formulieren.

Ein Einfluss vom Typ a kommt zustande, wenn M_j durch Oekosozialinteraktionen mit M_i neue Qualitäten von Z und erfolgreichere Formen des Umgangs mit Z lernt (bzw. bei solchem Lernen unterstützt wird). Dies kann konkret durch Oekosozialinteraktionen der Grundmuster 1.9, 1.10, 2.3, 2.5, 2.7 und 2.9 geschehen. Solche Interaktionen kommen besonders häufig in Mutter-Kind-Beziehungen vor. Wie kann durch diese Formen des sozialen Lernens die Beziehung verändert werden? Wenn man von Erkenntnissen der Humanpsychologie ausgeht, lässt sich postulieren, dass dadurch mittel- und langfristig eine Veränderung der Beziehung in Richtung auf mehr Unabhängigkeit der Partner, durch mehr Selbstständigkeit von M_j , erfolgt. ("Unabhängigkeit" wäre dabei zu messen durch die Distanzen bei Beschäftigung mit Z, Zeit der Alleinbeschäftigung mit Z und Häufigkeit der Interaktions-Grundmuster 1.7 und 1.8/2.8). Meines Wissens ist bei nichtmenschlichen Primaten die Hypothese noch nie geprüft worden, dass die erwähnten Formen des Oekosozialverhaltens eine selbstständigkeitsfördernde und damit beziehungsverändernde Wirkung haben. Die Hauptschwierigkeit bei einer solchen Untersuchung wäre wohl, diesen Effekt von den Effekten anderer gleichzeitig wirkender Faktoren zu trennen. So gibt es eine ganze Reihe von Arbeiten, welche langsame Veränderungen in den Mutter-Kind-Beziehungen von Primaten in Richtung auf mehr Selbstständigkeit des Kindes dokumentieren. Diese Veränderungen werden aber meist auf andere Ursachen zurückgeführt, v.a. aktive Ablösungs- und Entwöhnungsbemühungen der Mutter und Altersveränderungen des Kindes (z.B. Hinde 1974). Wenn nun ein zusätzlicher Einflussfaktor

nach der oben formulierten Hypothese auf die Entwicklung der Mutter-Kind-Beziehung (und anderer "Lern-Beziehungen") wirkt, so müssten u.a. folgende Zusammenhänge zutreffen. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Unabhängigkeit in Mutter-Kind Beziehungen müsste (*ceteris paribus*) mit der Häufigkeit der erwähnten Oekosozialinteraktionen korreliert sein; Kinder, die ohne geeignete Möglichkeiten des Lernens über Z aufwachsen, sollten also länger von ihren Müttern abhängig bleiben als Kinder mit mehr solchen Möglichkeiten. Funktionell liesse sich zudem postulieren, dass in Umweltbedingungen, wo grössere Selbständigkeit für M_j vorteilhaft ist, dieses die erwähnten Oekosozialverhalten mit erhöhter Häufigkeit zeigen sollte.

Einen Einfluss auf die Unabhängigkeit der Beziehungspartner in ihrer Auseinandersetzung mit der Umwelt können auch Oekosozialinteraktionen vom Wirkungstyp b haben. Dies sind jene Fälle, wo M_i durch sein Z-gerichtetes Verhalten M_j Vorteile (oder Nachteile) gegenüber Z in der Interaktionssituation selbst verschafft. Im Folgenden werde ich nur die Frage weiterverfolgen, wie sich Vorteile, die M_j auf diese Weise durch M_i -Z erhält, auf die Beziehung zwischen M_i und M_j auswirken. Positive Auswirkungen solcher Art können bei Oekosozialinteraktionen der Grundmuster 1.2, 1.7, 1.8/2.8, 2.2, 2.6 und 2.7 zustande kommen. Wenn M_j von einer für ihn vorteilhaften Z-Wert-Beeinflussung durch M_i profitiert, ohne selbst diese Möglichkeit des Umgangs mit Z zu lernen, bzw. lernen zu können, begibt er sich damit in eine Anhängigkeit von M_i ; wie gross diese ist, hängt davon ab, welchen Anteil solche Oekosozialinteraktionen an seiner gesamten Umweltbewältigung und -nutzung ausmachen. M_j kann von einer M_i -Z-"Leistung" aber auch dann zu profitieren versuchen, wenn er selbst fähig wäre, dieselbe "Leistung" auch zu erbringen. Wenn wir von der funktionell plausiblen Annahme ausgehen, dass M_j dies in jenen Fällen tun wird, wo der Aufwand zum Ausnützen der Partnerleistung geringer ist als der Aufwand zur entsprechenden Eigenleistung, so begibt sich M_j auch hier (für seine Aufwandverminderung) in eine Abhängigkeit vom M_i (s. auch S. 176 ff.). Es fragt sich nun, wieweit durch eine solche Abhängigkeit, d.h. durch die Erfahrungen in den damit verbundenen Oekosozialinteraktionen, weitere Aspekte der Beziehung zwischen M_i und M_j beeinflusst werden. Zur Untersuchung dieser Frage sind verschiedene theoretische Zugänge möglich, die sich gegenseitig ergänzen.

Wir können von der sozialpsychologischen Erfahrung ausgehen, dass in menschlichen Arbeitsgruppen und Institutionen ein Mitglied im Status steigen kann, wenn es oekosoziale Leistungen erbringt, welche anderen Mitgliedern oder der ganzen Gruppe (bzw. Institution) Vorteile verschaffen, und könnten entsprechende Beziehungs- und Positions-Veränderungen auch für Primatengruppen postulieren. Dieses Vorgehen bringt aber einige Probleme mit sich. Wie soll "Status" bei Primaten erfasst werden, etwa als Dominanzrang? Wie sollen die komplexen Beziehungsveränderungen, die in Menschengruppen beim Statuszuwachs eines Mitglieds vorkommen, bei Primaten vergleichend untersucht werden? Ist nicht diese Beziehungsdynamik überhaupt an die kognitiven Leistungen und die Institutionen der Menschen gebunden? Jedenfalls scheint mir, dass sich von daher keine überzeugende Begründung ergibt für die Hypothese, dass ein Primate, der einem Sozialpartner durch sein Oekosozialverhalten Vorteile gegenüber Z verschafft, für diesen im Rang steigt.

Ein direkterer Zugang ist möglich, wenn die Auswirkungen der Erfahrungen vom M_1 und M_2 in solchen Oekosozialinteraktionen auf ihre Beziehung von einem lerntheoretischen Standpunkt aus betrachtet werden. M_1 kann die Verbesserung seiner Z-Nutzung als positives "reinforcement" nur für sein Oekosozialverhalten gegenüber M_2 in der Interaktion selbst erfahren. Wenn M_1 dabei eine allgemeine Erwartung ausbildet, dass M_2 Schwierigkeiten bei der Z-Nutzung erfolgreicher löst als er, so könnte dadurch generell das "Ansehen" von M_2 und sein Einfluss auf die Entscheidung bei Interessendivergenzen in der Beziehung steigen. M_1 kann aber solche Oekosozialinteraktionen auch generalisierend als Zuwendung, bzw. Belohnung von M_2 (an M_1) erfahren; das könnte zu einer engeren und freundlicheren Beziehung von M_1 zu M_2 führen (messbar an Durchschnittsdistanzen und Häufigkeit positiver Sozialinteraktionen, wie "Lausen").

Schliesslich kann nach funktionellen Gesichtspunkten und mit soziobiologischen Prämissen untersucht werden, welche Interessen jeder der beiden Partner an einer Beziehungs-Veränderung durch solche Oekosozialinteraktionen haben könnte. Von M_1 's Interessen her sollte sich die Beziehung zu M_2 , wenn er diesem durch sein Oekosozialverhalten den Z-Wert verbessert, so verändern, dass bei M_2 die Bereitschaft wächst, durch sein Oekosozialverhalten für M_1 eine "Gegenleistung" zu erbringen - falls nicht, durch nahe Verwandtschaft von M_1 und M_2 , eine "Gegenleistung" auf genetischer Ebene gesichert ist. Das könnte sowohl mit der Entwicklung einer engeren und freundlicheren Beziehung, als auch mit einem Ranganstieg von M_2 verbunden sein. Kann sich die Beziehung nicht in dieser Richtung entwickeln, so wäre es in M_1 's Interesse seine Kosten durch das genannte Oekosozialverhalten gegenüber M_2 möglichst zu verringern, eventuell durch Unterdrücken dieses seines Verhaltens in Anwesenheit von M_2 oder durch Distanzierung von M_2 . M_2 andererseits, der vom M_1 -Z-Verhalten profitiert, hat kein Interesse an einer Beziehungsveränderung; eine solche sollte jedenfalls nur soweit gehen, als dadurch die oekosoziale Leistung von M_2 nicht beeinträchtigt wird, ja sie sollte sogar möglichst die Bereitschaft von M_2 zur Weiterführung dieses Oekosozialverhaltens verstärken. Von daher wäre also sowohl die Herausbildung einer generalisierten Erwartung von M_1 bezüglich oekosozialer Leistungen von M_2 , als auch die Entwicklung einer engeren und freundlicheren Beziehung (ev. mit einer Bereitschaft von M_2 zu "Gegenleistungen") möglich, aber nicht nötig. Hingegen würde ein Ranganstieg von M_2 seine oekosozialen Leistungen

für M_i beeinträchtigen, wenn M_j diese nur dank seiner dominanten Stellung ausnützen könnte.

Diese kurzen Ueberlegungen zeigen, dass man eine ganze Reihe von verschieden weit gehenden Beziehungsveränderungen erwarten kann, je nach theoretischem Ausgangspunkt, aber auch je nach Identität der beteiligten Tiere und nach Art und Weise, wie in der Oekosozialinteraktion die Z-Wert-Verbesserung zustande kommt und von M_j realisiert werden kann. Danach lassen sich die zu erwartenden Einflüsse auf die Beziehung folgendermassen nach abnehmender Wahrscheinlichkeit und Generalisierbarkeit ordnen: Keine weitergehende Beziehungsveränderung ausser der spezifischen Erwartung und Verhaltensanpassung von M_j in Bezug auf das als nützlich erfahrene $M_i - Z$; Entwicklung einer generalisierten Erwartung von M_j bezüglich oekosozialer Leistungen von M_i (wodurch M_i 's "Ansehen" - im wörtlichen Sinn - und Einfluss in der Beziehung zunimmt); Entwicklung einer engeren und freundlicheren Beziehung von M_j zu M_i ; Zunahme der Bereitschaft von M_j gegenüber M_i in anderen Bereichen (oekosoziale oder triadischsoziale "Gegenleistungen" zu erbringen; M_i steigt im Dominanz-Rang gegenüber M_j (und ev. M_k)).

Was gibt es nun für empirische Befunde, um zu beurteilen, ob und unter welchen Bedingungen diese erwarteten Beziehungsveränderungen bei Primaten stattfinden. Mit den Weisskehlmeerkatzen hatte ich eine breitangelegte Versuchsreihe zu dieser Frage geplant und begonnen. Die Beobachtungen mussten aber kurz vor Abschluss der vorbereitenden Einzeltrainings (s. unten) abgebrochen werden, nachdem Linda durch Leo getötet worden war, und Leo nicht mehr mit Chico in der Gruppe zusammengehalten werden konnte. Da die hier aufgeworfenen Fragen noch nie systematisch untersucht worden sind, schildere ich im folgenden kurz mein geplantes Vorgehen als Beispiel, wie diese Thematik experimentell angegangen werden könnte. Anschliessend fasse ich die vorläufigen Befunde und Antworten zusammen, die sich aus den Meerkatzenbeobachtungen und aus den Arbeiten anderer Autoren zu Teilaspekten des Themas und zu verwandten Fragestellungen ergeben.

Grundlage der experimentellen Anlage ist eine Apparatur, durch welche ein einzelnes Tier mittels einer instrumentell-konditionierten Manipulation ein

Verteilssystem auslösen kann, das direkt neben dem "Operator" und gleichzeitig im ganzen Käfig dezentralisiert Futterstücke für die Tiere zugänglich macht. Nach einer Reihe von Vorversuchen wurde im Meerkatzenkäfig diese Versuchsanordnung folgendermassen realisiert. Als Futterverteilsystem wählte ich 6 festinstallierte, liegende Plastikrohre, jedes mit 4 "Futterlöchern" in 50 cm Abstand, die durch einen zentralen Mechanismus gleichzeitig geöffnet und geschlossen werden konnten. Die Verteilung der Rohre im Käfig sollte die Möglichkeit geben, dass beim Öffnen aller 24 "Futterlöcher" auch alle Tiere der Gruppe wirklich Futter erhalten konnten, liess aber auch durch nur teilweises Öffnen ein Ausschiessen bestimmter (im linken Käfigteil abgetrennter) Tiere von der Belohnung zu. Die Rohre waren normalerweise geschlossen und leer; für die Versuche wurden sie vor den Augen der Affen gefüllt, und dieses Futter konnte darauf nur durch das instrumentelle Verhalten eines "Operator"-Tieres zugänglich gemacht werden. Als "Manipulandum" diente ein 5 cm langer Plastikstab, der (aus einem Kästchen heraus) im rechten Käfigteil durch das Vorgitter direkt über's "Loch 1" des dort platzierten Futterrohrs hineinragte. Wenn ein Tier den Stab anfasste oder darauf biss, so ertönte ein Glockenzeichen, der Stab verschwand vollständig im Kästchen, während darüber ein Lämpchen für 3 sec. aufleuchtete, solange wie gleichzeitig die Futterlöcher im Käfig geöffnet wurden. Die optischen und akustischen Zeichen sollten den anderen Tieren die Assoziationsbildung zwischen dem "Operator"-Verhalten und ihrer "Belohnung" erleichtern. Erst wenn der Stab wieder aus dem Kästchen herausgelassen wurde, war die nächste instrumentelle Reaktion des "Operators" möglich. So kann der Experimentator die Belohnungsabfolge kontrollieren, und der Geschwindigkeit der Futterreaktion und Aufmerksamkeit der anderen Gruppenmitglieder anpassen, was auch Voraussetzung für deren Verstehen des Zusammenhangs zwischen "Operator"-Verhalten und dezentralisierter Belohnung ist. In den Vorversuchen hatte sich gezeigt, dass manche "Operatoren" in ihrem Eifer einen viel zu schnellen Manipulations-Belohnungs-Rhythmus anschlagen wollten.

Die Kontrollmöglichkeit durch Herauslassen oder Einziehen des "Manipulandums" ist aber auch zur experimentellen Veränderung der Erfolgsmöglichkeit der einzelnen Gruppenmitglieder als "Operatoren" (s. unten) wichtig. Folgender Versuchsablauf war vorgesehen. In einer ersten Phase wird jedes Tier einzeln trainiert, bis es das instrumentelle Verhalten am "Manipulandum" beherrscht. In der zweiten Phase wird bei freiem Zugang zum "Manipulandum" und unter Gruppen-Belohnungs-Bedingungen getestet, wie sich spontan, d.h. aus dem bestehenden Beziehungsgefüge heraus, die Häufigkeitsrangordnung der "Operatoren" herausbildet, und was dabei für Oekosozialinteraktionen auftreten. In anschließenden Einzeltests wird geprüft, ob auch die selten oder nie als "Operatoren" tätig gewesen Tiere das instrumentelle Verhalten noch beherrschen, und dieses Verhalten allenfalls wieder trainiert. In der dritten Phase schliesslich wird der Erfolg der verschiedenen Tiere als "Operatoren" manipuliert, indem nur noch jeweils ein vom Experimentator ausgewähltes Tier - angefangen mit dem vorher "schlechtesten" Operator - das Manipulandum erfolgreich bedienen kann, und somit während einer gewissen Zeit als einziges Mitglied Futter für die ganze Gruppe zugänglich machen kann.

In dieser Phase ist also eine gezielte Untersuchung der hier interessierenden Fragen möglich. Kann man in einer Affengruppe, durch geeignete experimentelle

"Erfolgskontrolle" in der beschriebenen Weise, jedes Mitglied zum "Operator" und Futterbeschaffer der Gruppe machen (also auch ein tiefrangiges oder wenig manipulierfreudiges Tier, das in der Spontandifferenzierungs-Phase nicht zum Zug kam)? Dies würde Beziehungsveränderungen nach der ersten oben (S. 92) erwähnten Hypothese, auch gegen allfällige anders eingespielte Erwartungen, verlangen. Wie unsere früheren Ausführungen zu den Erwartungen (S. 84 ff.) und die Resultate der Vorversuche zeigen, liegen die Hindernisse für das hierzu nötige Umlernen weniger bei den anderen Gruppenmitgliedern, als beim vorher gehemmten Tier, das zum Operator "auserkoren" worden ist. Eine weitere Frage kann untersucht werden, wenn ein Tier einmal als "Operator" und Futterbeschaffer akzeptiert ist. Ergeben sich dann weitergehende Auswirkungen seiner "Gruppenbelohnung" auf seine Beziehungen mit den anderen Mitgliedern, in der Art wie wir sie in den weiteren Hypothesen unserer Liste (S. 92) formuliert haben? Diese Fragen müssen vorläufig ohne exakte und generalisierbare Antworten bleiben.

Es folgt eine zusammenfassende Darstellung der bisher vorhandenen Hinweise und Befunde über beziehungsverändernde Einflüsse von M_1 -Z-Verhalten, das M_j eine Z-Nutzungsmöglichkeit gibt, die er allein nicht haben konnte. Dabei bespreche ich die Hypothesen zur Beziehungsveränderung in der Reihenfolge, wie sie auf S. 92 aufgeführt sind, also nach abnehmender Wahrscheinlichkeit. Die Herausbildung einer spezifischen, auf das M_1 -Z-Verhalten gerichteten Erwartung von M_j ist in allen Fällen - als eine Voraussetzung zur Stabilisierung des betreffenden Oekosozialverhaltens - beobachtet worden. In jenen Fällen, wo M_i , als inferiores Tier, das für M_j nützliche M_1 -Z-Verhalten nur zeigt, wenn M_j nicht zu nahe bei Z sitzt, muss letzterer lernen, gegen seinen Dominanz-Anspruch, den Platz bei Z (mit dem er selbst nicht erfolgreich umgehen kann) freizugeben, und zu warten bis M_1 -Z erfolgreich gewesen ist, um nachher sofort wieder M_i zu verjagen und das jetzt zugängliche Z zu nutzen. Die Zurücksetzung des Dominanz-Anspruchs von M_j scheint sich in den bekannten Fällen aber nur auf diese Oekosozialsituation zu beschränken und die Beziehung im weiteren nicht zu verändern.

Die folgende zusammenfassende Schilderung eines Pilotversuchs mit den Meerkatzen zeigt, wie der dominante Chico lernt, den Platz für Samanga freizumachen, die mit weniger gehemmtem und geschickterem Umgang mit Z Futter zugänglich macht.

17.3.75, 13.45 - 14.40 h. Beteiligte Tiere (vgl. Tab. I): Chico (jetzt α -Tier) (Ch), Samanga (Sa), Maja (Ma), Pablo (Pa), Bambola (Bl). Im rechten Käfigteil (R) wird vor den Augen der Affen ein grosser leerer Jute-Kartoffelsack (J) mit Erdnüsschen, einem Lieblingsfutter, "geködert". Von den über 50 Nüsschen

stecke ich ca. 35 in den Sack, der auf dem Gitterboden liegt, die anderen 15 - 20 streue ich darauf. Für die Tiere wirkt J, wie ein Vortest zeigte, in unterschiedlichem Ausmass ängstigend-unheimlich. Nach Hereinlassen der Tiere beansprucht Ch den Platz beim J für sich. In den ersten 7 Minuten frisst er alle Nüsschen (N) - ausser zweien, die von Pa und Ma geschnappt werden, - welche erreichbar sind, ohne dass J berührt und bewegt werden muss. Kauend und mit vollen Backentaschen betrachtet er dann nochmals ganz genau J -kein N ist mehr sichtbar - und geht dann weg nach T2 (vgl. Abb. 1). Sofort nähern Ma und Pa J, und Ma kann ein N hervorziehen und wegrennen, ohne dass Ch interveniert. Als aber Sa sich J nähert, jagt Ch sie weg und setzt sich "bewachend" zu J. Erst als in der 15. Minute Ch nach L gegangen ist, kann Sa zum J kommen; sie holt sich, durch vorsichtiges Heben eines Eckzipfels von J, ein N, und rennt weg damit. Ch nähert darauf J und betrachtet ihn nochmals intensiv, aber ohne zu berühren, jagt dann Sa und Ma im Käfig herum. Schliesslich schleicht Sa wieder zum J und holt sich auf gleiche Art nochmals ein N, worauf Ch sofort interveniert. Für die nächsten 10 Min. verhindert Ch nun, entweder durch "bewachen" von J oder durch zu frühe Interventionen (4x) gegen Sa's Versuche J zu bearbeiten, dass Sa (oder ein anderes Tier) weitere N aus dem J hervorholen können, während er selbst J nie berührt.

In der 31. Min. geht Ch, nachdem er Sa verjagt hat, nicht zu J zurück, sondern setzt sich auf Brett 4 (vgl. Abb. 1). Sofort schleicht sich Sa wieder zum J, kehrt einen Eckzipfel und deckt damit 5 N ab. Ch, aufmerksam geworden, verjagt Sa, die mit 3 N flieht, und holt sich die verbliebenen 2 N. Darauf geht er wieder weg nach Brett 4; es sieht so aus als habe er begriffen, dass ihm Sa Futter zugänglich macht, wenn er sie "arbeiten" lässt. Dies bestätigt sich, denn in den anschließenden 22 Minuten kommt es 12 Mal nach dem gleichen Grundmuster-Ablauf (1.7, 1.5) zu einem solchen Hin-und-Her zwischen Ch und Sa, bis der Sack vollständig geleert ist. Die N-Belohnung ist dabei in den einzelnen Fällen wechselnd verteilt, aber immer ist es Sa, von Ch beim J toleriert, welche die N aus dem J hervorgräbt, worauf Ch jeweils die "Früchte ihrer Arbeit zu ernten" versucht. Insgesamt haben Ch und Sa in dieser Phase (ab 30. Min.) etwa gleich viele Nüsschen erhalten. Wie gut das "timing" von Ch's Interventionen jetzt war, zeigte sich darin, dass es nie mehr vorkam, dass beide leer ausgehen, weil Ch sich vor dem "Fündigwerden" von Sa nähern will. Ausnahme dazu war die letzte Interaktion, wo Ch nach gut 1 Min. herbeirennet, obwohl Sa (im leeren Sack) nichts mehr gefunden hatte. Dass Ch nicht länger als 1-2 Min. zuschauen kann wie Sa "arbeitet", zeigte sich auch bei einer Wiederholung dieses Versuchs 10 Tage später, wo im Prinzip die gleiche Verhaltensdifferenzierung auftrat; dort waren aber die (auch hier aufgetretenen) Spannungen wesentlich grösser; Pablo wurde wiederholt sehr heftig gejagt, und der Versuch musste deshalb abgebrochen werden.

Eine stabile Verhaltensdifferenzierung dieser Art - mit Abstand halten und Abwarten eines dominanten M_j bis ein inferiorer M_i durch sein besonderes Verhalten Futter zugänglich macht - ist auch bei Pavianen und Makaken unter Bedingungen erschwerter Nahrungsbeschaffung sowohl in Gefangenschaft (Beck 1972, Meier et al. 1969) als auch im Freiland (Fady 1972, Kawai 1965) beobachtet

worden. Bei Schimpansen lernt in gewissen Fällen M_i als "Abwehrtaktik" auf sein Z-gerichtetes Verhalten, welches das Futter für M_j zugänglich macht, zu verzichten und seinerseits auch zu warten (Lawick-Goodall 1971).

Die Entwicklung einer generalisierten Erwartung von M_j bezüglich bestimmter oekosozialer Leistungen von M_i , über den ursprünglichen Handlungskontext und dessen spezifische Umweltsituation hinaus, ist zwar meines Wissens noch nie direkt nachgewiesen worden. Beobachtungen an Schimpansen und Pavianen lassen aber solche Beziehungsveränderungen als möglich erscheinen. So trabten ranghohe Schimpansenmännchen, in deren Anwesenheit das subadulte Männchen Figan bald keine Bananenkisten mehr öffnete (s. oben), erwartungsvoll hinter diesem Figan her, wenn er von Futterstelle aufbrach - und liessen sich so wiederholt von ihm in die Irre führen (Lawick-Goodall 1971). In Hamadryas-Einmanngruppen mit zwei Weibchen wurden die Futtersuch- und Grabaktivitäten des peripheren Weibchens (das im Freiland manchmal versteckte Futter- und Wasser-Standorte anzeigte) viel stärker beachtet, als die des zentralen Weibchens, auch wenn im Experiment nur das zentrale Weibchen Informationen über die Lage eines vergrabenen Wasserlochs erhalten hatte (Sigg 1980). Die Tatsache, dass im Freiland oft alte, erfahrene Mitglieder in der Gruppenführung den stärksten Einfluss haben (Bygott in Hinde 1974, Kummer 1968b, Rowell 1972), könnte auch mit einer solchen generalisierten Erwartung der anderen Tiere erklärt werden.

Gibt es Hinweise auf die Entwicklung engerer und freundlicherer Beziehungen durch ein- oder gegenseitige oekosoziale Leistungen der Beziehungspartner? Verschiedentlich ist eine Korrelation zwischen Beziehungsnähe und Bereitschaft Futter zu teilen und abzugeben (Strum 1975a, Teleki 1973) und/oder Beliebtheit als "Führer" (Menzel 1973, 1974) festgestellt worden. Nach vorhandener Evidenz, ist aber offenbar eine enge Beziehung primär Voraussetzung dafür, dass Leistungen dieser Art für den Partner regelmässig erbracht werden. Wieweit solche Oekosozialinteraktionen ihrerseits wieder die Beziehung festigen, ist noch nicht untersucht worden. Die Beobachtung, dass bei freilebenden Schimpansen (Teleki 1973, p. 162) und Savannenpavianen (Strum 1975a), sowie bei gefangenen Mantelpavianen

unter Experimentalbedingungen (Beck 1973 b), oestrische Weibchen von den futterbesitzenden adulten Männchen bei der Verteilung bevorzugt wurden, könnte verstanden werden als Versuch des Männchens, dieses Weibchen durch Futter-"Belohnung" stärker an sich zu binden. Der ganze Fragenkomplex ist aber noch zuwenig untersucht, um hier mögliche Alternativverklärungen auszuschliessen, und zu klaren Aussagen zu gelangen.

Wie steht es mit der Evidenz für eine Zunahme der Bereitschaft von M_j gegenüber M_i "Gegenleistungen" zu erbringen? Dazu sind mir gar keine positiven Hinweise bekannt. Am direktesten wäre das wohl beim erwähnten Beuteteilen der jagenden und fleischfressenden Paviane und Schimpansen möglich; hier würden sich gezielte Beobachtungen lohnen. In allen anderen Bereichen wären wohl "Gegenleistungen" viel schwerer als solche zu erkennen.

Bleibt die Frage nach Beobachtungen, welche die letzte (und unwahrscheinlichste) Hypothese stützen, dass ein M_j , welches für andere Mitglieder oekosoziale Leistungen erbringt, diesen gegenüber im Rang steigt. Auch dafür sind mir keine klaren positiven Hinweise bekannt; und diese Hypothese ist immerhin in 3 Untersuchungen ausdrücklich erwähnt und geprüft, bzw. diskutiert worden. Beck (1972) hatte erwartet, dass ein subadultes Mantelpavian-Männchen, -Tier seiner Gruppe, im Rang steigen würde, nachdem er als erstes (und, mit einer Ausnahme, einziges) Tier gelernt hatte mit einem Werkzeug einen Futterbehälter zum Käfig heranzuziehen, wovon vor allem das α -♂ und α -♀ profitierten. Diese Hypothese bestätigte sich nicht; die Ränge blieben unverändert. Ebenso stiegen die peripheren Weibchen aus Freilandgruppen (1♂a und 2♀♀a, Mantelpaviane) nicht im Rang, wenn sie im Experiment als einziges Gruppenmitglied der durstigen Gruppe mehrmals Wasserlöcher zeigten (Sigg 1980). Bei den Gombe-Schimpansen vermutet Teleki (1973; 1975, p. 174) ebenfalls einen rang, bzw. "status"-erhöhenden Effekt von Oekosozialverhalten: seine sehr vorsichtig vorgetragene Hypothese lautet, dass junge Männchen, welche sich oft an der Jagd beteiligen und dabei oft eine "Kontroll"-Position erringen, indem sie sich beim Beutefangen und -zerreißen ein grosses Stück sichern, durch die damit verbundene Möglichkeit, Fleisch an bettelnde Gruppengenossen (besonders auch adulte ♂♂) zu verteilen, grössere Chancen hätten einen hohen Rang in der ♂♂-Hierarchie zu erringen.

Teleki betont jedoch selbst, dass seine Beobachtungen nicht genügen, um diese Hypothese wirklich zu stützen. Sie genügen aber, um zu betonen, dass das Jagdverhalten nicht nur unter oekologisch-futterenergetischen Gesichtspunkten betrachtet werden sollte, sondern auch unter den - hier angedeuteten - oekosozialen Gesichtspunkten.

Wirkungstyp c ist als letzte der eingangs dieses Abschnittes erwähnten Einflussmöglichkeiten des Oekosozialverhaltens auf die soziale Beziehung noch etwas näher zu betrachten. Es erscheint einleuchtend, dass die Häufigkeit von soziopositiven und -negativen Interaktionen zwischen M_i und M_j bei ihrer gemeinsamen Auseinandersetzung mit der Umwelt (möglich bei den Grundmustern 1.1/2.1, 1.2, 1.5/2.5, 1.8/2.8, 2.3) einen Einfluss auf die Qualität ihrer Beziehung als Ganzes hat. Insbesondere liesse sich postulieren, dass häufige soziopositive Oekosozialinteraktionen zu einer gesamthaft engeren, "intimeren" Beziehung führen, sozionegative jedoch in der Häufung zu einer distanzierteren Beziehung. Es gibt aber auch zu dieser Hypothese meines Wissens bisher keine gezielten Untersuchungen an nichtmenschlichen Primaten.

Jede solche Untersuchung ist allerdings mit dem Problem konfrontiert, dass in der natürlichen Gruppensituation die zu korrelierenden Beziehungsvariablen nicht unabhängig variieren. Ob zwei Primaten eine gute (freundliche, intime) oder schlechte Beziehung haben, wird v.a. durch die zwischen ihnen eingehaltenen Distanzen und durch die Häufigkeit dyadischer freundlicher Interaktionen (v.a. Lausen) und dyadischer agonistischer Interaktionen gemessen (z.B. Kummer et al. 1978). Nun können umweltunabhängige Determinanten dieser dyadischen Beziehungsmasse - wie die, meist auf Verwandtschaft beruhende, Vertrautheit zweier Tiere - auch die oekosozialen Aspekte der Beziehung beeinflussen. So ist von verschiedenen Primatenarten bekannt, dass sich Verwandte (nicht nur Mutter und Kind) beim Fressen eher in der Nähe tolerieren und sich in Kämpfen innerhalb oder zwischen Gruppen unterstützen (Clutton-Brock and Harvey 1976). Zudem erhöht die grössere räumliche Nähe von Tieren mit einer "intimen" Beziehung generell die Wahrscheinlichkeit, dass sie gemeinsam auf eine bestimmte $Z_{a/b}$ -Situation treffen, sei das nun eine gemeinsame Bedrohung oder ein Futterstück, um das es Streit geben könnte. Jeder Vergleich, der die Rückwirkungen der Häufigkeit der erwähnten Oekosozialverhalten auf bereits etablierte Beziehungen prüfen will, darf also ceteris paribus nur jene Umweltbedingungen verändern, welche die Wahrscheinlichkeit für sozionegative (Konflikt) und soziopositive Oekosozialinteraktionen beeinflussen. Das dürfte kaum ohne experimentelle Manipulation der Umweltvariablen möglich sein. Deshalb geben Beobachtungsstudien im Freiland zu dieser Frage keine wesentlichen Einsichten.

Es ist für Primaten recht gut dokumentiert, dass eine zeitliche und örtliche Beschränkung der Futterquelle zu häufigeren agonistischen Auseinandersetzungen um Futter führt (Nagel and Kummer 1974, Southwick et al. 1976, Wrangham 1974). Wieweit dadurch allerdings mittel- und langfristige Beziehungsveränderungen entstehen ist nicht klar. Hinweise darauf geben die Befunde von Singh (1969), dass Wald- und Stadt-Rhesusaffen in Labortests anhaltende Aggressivitätsunterschiede zeigten, die zur Futterverteilung in ihrer Aufwachsumwelt passten, und der Befund, dass in vielen Gefangenschaftsgruppen eine rigide Rangordnung das Beziehungsnetz charakterisiert (z.B. Rowell 1974 b). Für letzteres sind aber die Futterkonkurrenz-Interaktionen nicht als einzige Ursache anzusehen (darauf gehe ich unten noch ein).

Zur Wirkung soziopositiver Interaktionen angesichts von Z liegt noch weniger Material vor. Primaten können sich in einer Situation gemeinsamer Bedrohung gegenseitig umarmen, in Körperkontakt sitzen oder stehen, nur kurz berühren, gemeinsam (bei ständigem Blickkontakt) verteidigen und anders im Kampf unterstützen. Es wäre also zu untersuchen, ob Unterschiede in der Häufigkeit von Situationen gemeinsamer Bedrohung kurzfristig und mittel- bis langfristig zu Unterschieden in der "Intimität" der Beziehungen in einer Gruppe (nach dyadischen Massen) führen können.

In der Weisskehlmeerkatzengruppe konnte ich regelmässig durch Darbieten eines stark wirksamen Gefahrreizes (ausgestopfte Raubkatzenattrappe oder fleckig gemustertes bewegtes Tuch, vgl. Kap. 5.2) eine gemeinsame Alarmreaktion auslösen, wobei sich die Tiere meist näherten, manchmal sogar gemeinsam in Körperkontakt sich in die T2-Boxe (vgl. Abb. 1) drängten. Jagereien liessen sich so recht zuverlässig beenden; oft nahmen die Tiere nachher freundlichen Kontakt miteinander auf ("lausen", meist von Inferioren initiiert). Typisch war eine Abfolge von Kontakt-Grunzen (Typ 2-Laute nach Gautier's (1975) Laute-Inventar für Meerkatzen) der $\sigma\sigma$ und Juvenilen, mit Ausrichtung ihrer Aufmerksamkeit auf das $\alpha\sigma$, kulminierend in einem dumpf resonierenden "Umm"-Laut ("boom" nach Marler (1973)). Der subjektive Eindruck des Beobachters bei diesen Szenen war, dass das $\alpha\sigma$ damit seine zentrale Position in der Gruppe bestärkte (vgl. Kap. 5), und die anderen Mitglieder sich dabei positiv zum $\alpha\sigma$ als Gruppenzentrum hingezogen fühlten.

Eine längerfristige Beziehungsbeeinflussung könnte durch solche wiederholte Situationen der Bedrohung zustande kommen, wenn ein Beziehungsnetz oder einzelne Beziehungen gerade im Aufbau oder im Umbau sind. Als beim ersten Aufbau der Meerkatzengruppe in der Gefangenschaft die Zusammenführung

an verletzungsreichen Kämpfen zu scheitern drohte, hoffte ich durch Zeigen einer Leopardenattrappe, gleichzeitig mit dem ersten Zusammengeben aller Tiere (und nachher noch mehrmals in den ersten Tagen), die Kampfgefahr zu vermindern und den Beziehungsaufbau bis zu den vorgerückteren Stufen des Präsentierens, Besteigens und "Lausens" (vgl. Kummer 1975) zu beschleunigen. Der Verlauf der Gruppenzusammenführung, der hier nicht ausgeführt werden kann, bestätigte diese Hoffnung. Auch der Vergleich mit dem Bericht von Rowell (1971), welche bei der Zusammenführung ihrer Weisskehlneerkatzen in einem Käfig ähnlicher Grösse mehrere Tötungen in Kauf nehmen musste, bis sich eine stabile Gruppe ergab, spricht dafür, dass mein "Raubtier-Zeigen" die erwartete Wirkung hatte. Die genaue Wirkung solcher Oekosozialinteraktionen auf die Beziehungen ist damit natürlich nicht nachgewiesen. In dieser Richtung wären weitere Untersuchungen nötig.

Daran anschliessend lässt sich nun eine Hypothese zur Veränderung der sozialen Beziehung unter Gefangenschafts-Umweltbedingungen formulieren, die auf dem Verständnis der oekosozialen Aspekte der Beziehung aufbaut. Bei vielen Primatenarten zeigen die sozialen Beziehungen in Gefangenschaftsgruppen eine ganze Reihe von Unterschieden gegenüber dem Beziehungsnetz in Freilandgruppen. Als wichtigste sind zu nennen: grössere Häufigkeit aller dyadisch-sozialen Interaktionen; Tendenz zu einer rigiden Rangordnung, mit stark ausgeprägten Unterschieden zwischen höchst- und tiefrangigen Tieren im Allgemeinzustand und im Verhalten; Tendenz zur Marginalisierung einzelner Tiere, ev. bis zu ihrer Tötung oder ihrem Stresstod; häufige, scheinbar unprovizierte Angriffe auf tiefrangige Tiere, v.a. durch spielfreudige juvenile Männchen (Hall et al. 1965, Kummer and Kurt 1965, Rowell 1966, 1967 a, 1971, 1974 b, eigene Beobachtungen an *C. (mitis) albogularis*). In verschiedenen experimentellen Untersuchungen sind vier Komponenten der Gefangenschaftsbedingungen als Ursachen solcher Beziehungsveränderungen identifiziert worden; es sind dies beschränkter Raum, Fehlen ausreichender Deckung, räumlich und zeitlich konzentrierte Futterverteilung, sowie fehlende Vertrautheit ("familiarity") der zusammengesetzten Tiere in vielen Gefangenschaftsgruppen (Übersicht in Nagel and Kummer 1974). Damit lassen sich aber die erwähnten Unterschiede zu den Freilandgruppen nicht vollständig erklären.

Hier bietet eine Betrachtung der oekosozialen Beziehungsdimensionen, welche nicht nur Interaktionen der Futterkonkurrenz einschliesst, einen zusätzlichen Erklärungsansatz. Neben den erwähnten Veränderungen der Raum-, Deckungs-

und Futterverteilungsbedingungen charakterisiert die Gefangenschafts-Umwelt im allgemeinen das Fehlen einer ganzen Reihe von Anforderungen, Abwechslungen und Bedrohungen für die Tiere, die im Freiland zum Gruppenalltag gehören. So können ganze Bereiche des Oekosozialverhaltens, wie es im Freiland bei Raubtierangriffen und anderen Bedrohungen, bei Gruppenbegegnungen und bei der gemeinsamen Exploration oder Futtersuche auftritt, zwischen Mitgliedern einer Gefangenschaftsgruppe selten oder gar nicht vorkommen. Es ist zu vermuten, dass sich dieser Ausfall wichtiger oekosozialer Beziehungsdimensionen auf die ganze Beziehung auswirkt. Ueber Art und Richtung dieser Auswirkungen habe ich Beobachtungen an den Weisskehlmeerkatzen gemacht. Ich werde dazu im folgenden zuerst eine spezifische Hypothese formulieren und nachher die Befunde darstellen, auf welche sich diese Hypothese stützt.

Die Hypothese lautet, dass in Gefangenschaftsgruppen die Intimität der Beziehungen (Nähe, Häufigkeit freundlicher und seltenes Vorkommen agonistischer Interaktionen) - ceteris paribus - mit der Häufigkeit von Oekosozialinteraktionen gegenüber unbekannten, potentiell-gefährlichen Umweltsituationen und gegenüber Bedrohungssituationen korreliert ist. Eine solche Korrelation könnte durch mehrere sich ergänzende Mechanismen zustande kommen. Zum Einen kann, wie wir das im vorherigen Abschnitt postuliert haben, eine erhöhte Häufigkeit soziopositiver Interaktionen durch häufigere Bedrohungssituationen zu einer engeren Beziehung beitragen. Zudem könnten Energieaufwand und verteidigend-aggressives Handeln des (oder der) Männchen zu einer Senkung ihrer Aggressivität gegenüber Gruppenmitgliedern führen. Zum Anderen kann ein zu seltenes Vorkommen von gefährlichen oder unbekannt-unvertrauten Situationen die Tendenz zu dyadischsozialen Aggressionen, (v.a. gegen schon etwas marginalisierte Tiere) verstärken, auch ohne dass gleichzeitig Konkurrenzsituationen häufiger sind. Dazu gibt es zwei plausible Wirkungsmöglichkeiten. Die unter Gefangenschaftsbedingungen fehlende Möglichkeit einer ausreichenden räumlichen Distanzierung der inferioren Tiere (mittels aggressivem Verhalten) könnte für die dominanten Tiere nur dann wichtig werden, wenn einerseits die Differenzierung, bzw. "Distanzierung" zwischen Dominanten und Inferioren im Oekosozialverhalten (ohne Aggressionen) gegenüber den erwähnten Situationen wegfällt, oder wenn andererseits die Dominanten wegen "Langeweile", d.h. fehlender Ablenkung und

Beschäftigungsmöglichkeiten, die andauernde Anwesenheit der Inferioren erst als störend und provozierend wahrnehmen.

Es handelt sich bei dem in unserer Hypothese postulierten Zusammenhang also offenbar um ein Phänomen, dem mit einfachen, monokausalen Erklärungen nicht so leicht beizukommen ist. Ich erwähne diese Hypothese auch nicht, weil sie sich zwingend von einer einheitlichen Theorie herleiten liesse, sondern einerseits weil sie - sollte sie sich bestätigen lassen - einen praktischen Wert für die Haltung von Primaten in Gefangenschaft hat, und andererseits weil sie die beste Erklärung bietet für die nachfolgend geschilderte Veränderung des Beziehungsnetzes in der Meerkatzengruppe, welche ich bei der Umsiedlung in eine andere Gefangenschaftsumwelt registrierte.

Die Gruppe wurde von ihrem Standort an der Universität Zürich (=ZH), wo die Tiere mehrere Jahre im gleichen Zimmerkäfig (Abb. 1) gelebt hatten (vgl. Kap. 1.3), in einen (neuerstellten) Innenkäfig etwas gleicher Grösse¹ in einen Privatzoo in Gossau/SG (=GO) versetzt. Ich beobachtete vor und nach dem Transporttag über eine Periode von je 12 Tagen hinweg das Sozialverhalten in der Gruppe und testete daneben das Oekosozialverhalten gegenüber einem "novel object" (vgl. Kap. 5.4).

Die sozialen Beziehungen erfasste ich einerseits durch insgesamt 100 Minuten-Stichproben, in denen rotierend für jedes Tier der Gruppe alle sozialen Interaktionen mit allen Mitgliedern (und einige nicht-soziale Verhaltenselemente) vergleichend in ZH und GO protokolliert wurden (vgl. Kummer 1957); dabei lagen aufeinanderfolgende Stichproben eines Tieres mindestens 30 Minuten auseinander. Andererseits registrierte ich während einer Gesamtzeit von je 300 Minuten in ZH und GO, verteilt auf mehrere Halbstunden- oder Stundenperioden an je fünf verschiedenen Tagen, jedes Vorkommen von Aggressionen oder Jagereien gegen Pablo, und deren Dauer (auf 10 Sekunden genau). Dieses Mass wurde zusätzlich zu den - teilweise in dieser Gesamtheit enthaltenen - Minuten-Stichproben aufgenommen, weil Pablo in den letzten zwei Monaten in ZH durch häufige Jagereien mit

¹ Beim ZH-Käfig betrug die Grundfläche 12 m^2 und das Volumen 31 m^3 , beim GO-Käfig waren die entsprechenden Masse $12,3 \text{ m}^2$ und 30 m^3 . Der GO-Käfig hatte keine Zwischenwand, aber ein stark gestuftes Beton-Boden (Höhendifferenz: 265 cm) erlaubte den Tieren ebenfalls ein Unterbrechen des Sichtkontaktes. Gesamthaft waren die Flucht- und Ausweichmöglichkeiten im ZH-Käfig eher etwas besser als im GO-Käfig. Ein in GO zusätzlich vorhandener Aussenkäfig wurde erst nach Abschluss der Beobachtungen zum Sozialverhalten zugänglich gemacht.

z.T.recht heftigen Angriffen, vor allem durch Samanga und Chico, immer mehr marginalisiert worden war. Im letzten Monat musste ich Pablo deshalb halbtage- und tageweise in einem Einzelkäfig isolieren oder, mit den Juvenilen Maja und Bambola zusammen, in der einen Käfighälfte von den beiden Adulten abtrennen. Ich erwartete, dass durch die Veränderung der Gefangenschafts-Umwelt Pablo wieder stärker in die Gruppe integriert werden könnte, dass die Aggressionen stark abnehmen würden und dass die Beziehungen in der Gruppe gesamthaft enger würden. Die Resultate entsprechen diesen Erwartungen, die Unterschiede zwischen ZH und GO sind für alle erfassten Bereiche sowohl qualitativ wie quantitativ sehr deutlich; die quantitativen Befunde sind in zusammengefasster Form auf Tabelle IX dargestellt.

Welche Veränderungen der Gefangenschafts-Umwelt können nun als Ursachen dieser Beziehungsveränderungen angesehen werden? Die Umweltbedingungen von ZH und GO unterschieden sich gerade in jenen Aspekten kaum, welche oben als mögliche Ursachen für häufige unprovizierte Angriffe und Tendenz zur Marginalisierung einzelner Tiere erwähnt worden sind: Raumverhältnisse und Deckungsverhältnisse (vgl. Anm. 1, S. 102), sowie Futterverteilung (in ZH und GO mehrmals täglich Frischfutter, so dispers wie möglich, ergänzt durch immer zugängliche Pellet-Behälter und Wasserflaschen). In einigen anderen Punkten hingegen gab es deutliche Unterschiede von Umweltbedingungen in ZH und GO. Während in ZH, neben den wenigen vertrauten Leuten (Beobachter, Wärter), nur ausnahmsweise einzelne fremde Menschen sich im Zimmer aufhielten, strömten im Kleinzoo von GO täglich Dutzende bis Hunderte fremder Menschen an den Käfigen vorbei, darunter oft lärmige Schulklassen. In ZH führte ich in den letzten Wochen (ausser den erwähnten Explorationstests) keine experimentelle Eingriffe und Versuche zur Verhaltensdifferenzierung mehr durch. Allerdings wurde im letzten Monat regelmässig Pablo, und einigemal auch Chico, aus dem Gruppenkäfig herausgefangen und wieder zurückgesetzt, was aber nach den ersten Malen als Routine und ohne grosse Aufregung durchgeführt werden konnte. In GO hingegen, wo Abfall und Kot nicht durch einen Gitterboden fallen konnten, wurde täglich der Käfig mit dem Schlauch ausgespritzt, wozu die Wärterin (z.T. auch ich) den Käfig betrat. Weiter wurden in den ersten Tagen noch in den Nebenkäfigen Fertigstellungsarbeiten (Bohren, Schweißen, Hämmern) durchgeführt; und schliesslich sorgten die lärmigen Schimpansen im übernächsten Käfig und gelegentliches Auftauchen von Hunden des Zoopersonals für weitere Aufregungen der Meerkatzen. So verwundert es nicht, dass die Aufmerksamkeit der Tiere in GO mehr als doppelt so häufig auf die Umwelt ausserhalb des Käfigs gerichtet war, als in ZH (Tab. IX, c). Eine stark erhöhte Häufigkeit des Kontaktsitzens konnte auch als Reaktion auf die anfängliche Bedrohlichkeit der gesamten Umwelt am neuen Ort, insbesondere durch die fehlende Vertrautheit mit dem Käfig selbst, verstanden werden. Ich hielt den Einfluss dieser Reaktion auf meine Daten möglichst gering, indem ich in den ersten drei Tagen des Aufenthalts der Gruppe im GO-Käfig keine quantitative Stichproben aufnahm. Ich wartete damit solange, bis sich die Meerkatzen, nach qualitativen Beobachtungen, an den Käfig gewöhnt hatten, d.h. keine Ausbruchversuche oder heftige Fluchtbewegungen mehr zeigten, sich im ganzen Käfig frei und sicher bewegten und die

Tabelle IX: Unterschiede im Sozialverhalten von fünf Weisskehlmeerkatzen in zwei Gefangenschafts-Umwelten.

- a) Häufigkeit soziopositiver und sozionegativer Interaktionen aller Gruppenmitglieder untereinander, bzw. nur solcher Interaktionen von und mit Pablo (nach Minuten-Stichproben):

	ZH	GO
soziopositive Interaktionen aller Gruppenmitglieder	54	125
soziopositive Interaktionen von und mit Pablo	12	53
sozionegative Interaktionen aller Gruppenmitglieder	54	11
sozionegative Interaktionen von und mit Pablo	37	2

Von jedem Tier wurden in ZH und GO je 20 Stichproben aufgenommen (vgl. Text). Die Häufigkeit kann jedoch 100 überschreiten, weil ein Tier in einer Minute verschiedene soziopositive oder -negative Interaktionen zeigen konnte. Als soziopositive Interaktionen wurde gezählt, wenn das beobachtete Tier einen Partner: umarmte oder umarmt wurde; in Körperkontakt sass oder stand; beroch oder berochen wurde (incl. Mundberiechen); lauste oder gelaust wurde; säugte oder gesäugt wurde; spielte (Sozialspiel). Als sozionegative Interaktion zählte, wenn das beobachtete Tier einen Partner: androhte oder bedroht wurde; angriff und jagte u.u.; packte und biss u.u.; sich (nicht im Spiel) versteckte; wegdrängte u.u. (nur Juvenile).

- b) Häufigkeit, da die Aufmerksamkeit des beobachteten Tieres eindeutig auf die Umwelt ausserhalb des Käfigs gerichtet war (nach Minutenintervallen; alle Tiere zusammengefasst):

	ZH	GO
Aufmerksamkeit auf Umwelt ausserhalb des Käfigs gerichtet (Total für alle Tiere)	32	67

- c) Vollständige Erfassung aller Aggressionen und Jagereien gegen Pablo (während je 300 Minuten in ZH und in GO; vgl. Text):

	ZH	GO
Gesamtdauer der Aggression gegen Pablo	45'10"	2'20"
Anzahl aggressiver Episoden gegen Pablo:		
-Aggression ohne Körperkontakt	20	5
-Aggression mit Körperkontakt, aber ohne Beissen	7	0
-Aggression, wobei Pablo gebissen wird	7	0

intensive Exploration des Käfigs mehr oder weniger beendet hatten¹. Wenn in unseren Daten dennoch "Kontaktsitzen" die stärkste Zunahme von ZH nach GO verzeichnet, wie eine getrennte Auswertung der einzelnen soziopositiven Interaktionsformen zeigt, so liegt das an den erwähnten Unterschieden der Umweltbedingungen ausserhalb des Käfigs zwischen ZH und GO.

Gesamthaft erscheint es mir berechtigt, aufgrund dieser Beobachtungen, sowie der auf S. 99 (zum Wirkungstyp c oekosozialer Interaktionen auf die Beziehung) dargestellten Beobachtungen, die erwähnte Hypothese zu formulieren. Es muss jedoch weiteren Versuchen vorbehalten bleiben, diese Hypothese ausreichend zu prüfen.

4.4 Zusammenfassung

Stabilisierung des Oekosozialverhaltens in einer Beziehung kommt einerseits zustande durch (mittelfristig-stabile) Unterschiede und Gemeinsamkeiten in jenen Eigenschaften der Partner, welche für das umweltbezogene Verhalten und für die Möglichkeiten der Partnerbeeinflussung relevant sind; darauf aufbauend bilden die Tiere andererseits stabilisierende Erwartungen aus. Es werden Verhaltenskriterien zur objektiven Erfassung von Erwartungen im Oekosozialverhalten formuliert. Die Stabilisierungswirkung solcher Erwartungen wird anhand verschiedener Beispiele diskutiert. Von einem funktionellen Standpunkt aus lässt sich postulieren, dass der Partner nur soweit auf Erwartungsverhalten eines Tieres eingeht, als er selbst dadurch keinen Nachteil in der Umweltnutzung erfährt. Darüber hinaus können Erwartungen eines Mitglieds seinem Beziehungspartner gegenüber nur soweit "normativ", d.h. beziehungsstabilisierend wirken, als dieses über Kontrollmittel verfügt, um abweichendes Verhalten des Partners aktiv zu korrigieren

¹

Auch die Resultate der gleichzeitig durchgeführten Explorationstests (S. 145 ff.) sprechen gegen einen allgemein ängstigenden Einfluss der neuen Käfigumwelt und für eine "Interessenablenkung" der Adulten auf die Umwelt ausserhalb des Käfigs. Während nämlich die Dauer der Beschäftigung mit dem Testobjekt von ZH nach GO bei Samanga und Chico signifikant abnahmen, ergab sich keine solche Abnahme bei den drei Juvenilen (S. 148 ff.).

oder zu bestrafen. Es wird gezeigt, dass unter Primaten die Kontrollmöglichkeiten sogar eines dominanten Tieres über das Oekosozialverhalten inferiorer Partner ziemlich beschränkt und in den meisten Verhaltensbereichen nur indirekt sind. Eine eingehende Untersuchung der Möglichkeiten, wie die zwischen zwei Primaten ausgetauschten Oekosozialinteraktionen zur Veränderung ihrer Beziehung beitragen können, ergibt folgende Resultate. Die Hypothese, dass häufiges Auftreten von sechs bestimmten Interaktions-Grundmustern (insb. Formen des sozialen Lernens) in einer Beziehung zur Vergrößerung der Selbständigkeit des einen Partners im Umgang mit Umweltkomponenten führt, ist bei Primaten noch nicht empirisch geprüft worden. Bei fünf weiteren Grundmustern kann ein Partner ("leistender" Partner) durch sein Oekosozialverhalten dem andern Vorteile in der Umweltnutzung verschaffen; bei häufigem, gleichgerichtetem Vorkommen dieser Interaktionstypen in einer Beziehung lassen sich vier Grade der Beziehungsveränderung (mit abnehmender Wahrscheinlichkeit) postulieren. Nur für die erste postulierte Veränderung (Ausbildung einer generellen "Leistungserwartung" gegenüber dem "leistenden" Partner) gibt es stützende empirische Befunde; während zur Beurteilung der zweiten und dritten Hypothese zuwenig Material vorliegt, gibt es zur vierten (Ranganstieg des "leistenden" Partners) mehrere negative Resultate. Ebenfalls nur wenig Material liegt bisher vor zur Beurteilung der Hypothese, dass soziale Beziehungen einerseits generell distanzierter und gespannter werden durch Häufung von Umweltsituationen, denen gegenüber die Beziehungspartner sozionegativ interagieren, und anderseits generell enger und freundlicher unter Umweltbedingungen, denen gegenüber sie soziopositiv interagieren. Ausgehend von der zweiten Einflussmöglichkeit wird schliesslich - aufgrund eigener Beobachtungen an den Weisskehlmeerkatzen - die Hypothese formuliert, dass in Gefangenschaftsgruppen die "Intimität" der Beziehungen (Nähe, Häufigkeit freundlicher und seltenes Auftreten agonistischer Sozialinteraktionen) - *ceteris paribus* - mit der Häufigkeit von Oekosozialinteraktionen gegenüber potentiell-gefährlichen, unbekannten Umweltsituationen und Bedrohungssituationen korreliert ist.

5. DIFFERENZIERUNG UND REGULATION DES OEKOSOZIAL- VERHALTENS IN DER GRUPPE

Nachdem wir uns in den beiden vorangehenden Kapiteln mit Formen, Ursachen und Wirkungen des Oekosozialverhaltens auf der Interaktionsebene und auf der Beziehungsebene beschäftigt haben, soll hier seine Organisiertheit im Rahmen der Gruppe untersucht werden. Dazu lassen sich eine ganze Reihe von Fragen formulieren. Wieviele und welche Tiere einer Gruppe zeigen bestimmte Formen von Oekosozialverhalten; gibt es unter diesen Häufigkeitsunterschiede? In welchen Funktionskreisen gibt es Oekosozialverhalten, das ausschliesslich oder überwiegend von nur einem Gruppenmitglied ausgeführt wird? Wird solches Verhalten beim Ausfall seines "Trägers" in der Gruppe reguliert, d.h. durch ein anderes Gruppenmitglied übernommen, und nach welchen Regulationsmechanismen geschieht das? Mit all diesem hängt die Frage zusammen, wieweit die funktionelle Verhaltensdifferenzierung in der Gruppe nach Unterschieden in den Mitgliedereigenschaften erfolgt und wieweit (kuzfristige und langfristige) soziale Hemmungen dabei eine Rolle spielen. Es ist im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich alle diese Fragen adaequat zu behandeln. Ich lege deshalb das Schwergewicht der Fragestellung auf die Regulation im Rahmen der Gruppe, und konzentriere mich dabei auf drei Haupttypen von Umweltsituationen (Kap. 5.2 bis 5.4). Zu diesem Kapitel liegen empirische Befunde aus eigenen Beobachtungen und Experimenten an den Weisskehlmeerkatzen vor; Fragestellung und Methoden der einzelnen Versuche beschreibe ich jeweils an der Stelle ihrer erstmaligen Erwähnung.

5.1 Allgemeines zur Regulation

5.1.1 Ueberlegungen zu den Regulationsmechanismen

Grundsätzlich ist Regulation auf dem Systemniveau Gruppe möglich einerseits als "stabilisierende Regulation", durch Korrektur von Normabweichungen des Verhaltens bei jedem Mitglied der Gruppe, und andererseits als "regenerierende Regulation", durch ausgleichenden Ersatz des Verhaltens eines ausgefallenen Mitglieds durch andere Mitglieder. Der erste Fall wurde im Kap. 4.2 im Rahmen der Zweierbeziehung besprochen; hier wird der zweite Fall genauer untersucht.

Ein bestimmtes Oekosozialverhalten eines Gruppenmitglieds kann ausfallen, indem dieses Tier die Gruppe verlässt, indem das Verhalten beim Wechsel der sozialen Position seines bisherigen "Trägers" verschwindet, oder schliesslich durch Veränderung des Oekosozialverhaltens ohne Wechsel der sozialen Position.

Bei den ersten beiden Möglichkeiten ist zu beachten, dass derselbe Vorgang auf dem Gruppenniveau als Regulation zur Wiederherstellung einer Norm oder eines Sollbereiches des Verhaltens beschrieben werden kann, während er auf dem Beschreibungsniveau der Beziehungen als Neukalibrierung (vgl. S. 81) mit Verändern und Neueinstellen von Sollbereichen des Verhaltens erscheint. Watzlawick et al. (1974) haben Veränderungen zur Wiederherstellung einer Norm als "Veränderungen erster Ordnung" bezeichnet - Paradigma: "Plus ça change, plus c'est la même chose" - und Veränderungen, die zu einer Neukalibrierung führen, als "Veränderungen zweiter Ordnung"; sie haben diese beiden Veränderungsformen in der menschlichen Kommunikation auf der Ebene der Interaktionen und der Beziehung untersucht. Unsere Ueberlegungen lassen vermuten, dass viele "Veränderungen zweiter Ordnung" auf der Ebene der Beziehung als "Veränderungen erster Ordnung" auf der Gruppenebene verstanden werden können. Dieser Zusammenhang lässt sich noch etwas allgemeiner formulieren: "Veränderungen zweiter Ordnung" auf einer bestimmten Systemebene lassen sich oft als "Veränderungen erster Ordnung" auf der nächsthöheren Systemebene verstehen.

Die Tatsache, dass bestimmte Oekosozialverhalten in der Gruppe nur von einem oder wenigen Tieren ausgeführt werden, bei deren Ausfall jedoch von anderen Mitglieder "übernommen" werden, ist ein Hauptkriterium um von Rollen bei Primaten zu sprechen; implizit wird sie auch als Beweis für eine Gruppenfunktion dieses Verhaltens genommen (Kap. 2.1, S. 20). Eine genauere Betrachtung zeigt jedoch, dass sich das Phänomen der "regenerierenden Regulation" auf Gruppenniveau mit zwei theoretisch klar unterscheidbaren Alternativmodellen erklären lässt.

Damit eine solche Regulation zustande kommt, sind mindestens folgende drei Einzelschritte nötig: die Information über den Ausfall des zu ersetzenden Verhaltens, bzw. "Verhaltensträgers" muss zu den potentiellen Ersatztieren gelangen; die potentiellen Ersatztiere müssen motiviert werden, diese freigewordene Position anzustreben, ev. durch Wegfall vorher vorhandener Hemmungen; in einem Auswahl-Prozess muss entschieden werden, welches der potentiellen Ersatztiere zum neuen Verhaltensträger; bzw. Positionsinhaber wird. Bei jedem dieser drei Schritte können nun entweder nur die potentiellen Ersatztiere, also die

direkten "Positionsanwärter" (mit sich konkurrenzierenden Interessen) am Regulationsprozess beteiligt sein, oder die Funktionen des Informierens, Motivierens und Auswählens können durch weitere Mitglieder mitgetragen (oder ganz übernommen) werden, die an der erfolgreichen Ausführung des zu regulierenden Verhaltens interessiert sind, weil sie von dessen Wirkung profitieren. Eine solche Beteiligung von "Nicht-Positionsanwärtern" am Regulationsprozess ist in verschiedenem Ausmass denkbar, je nach Art des zu regulierenden Verhaltens, und "Interessen" der weiteren Tiere (die letztlich nach Kriterien der "inclusive fitness" zu beurteilen wären). Im Extremfall kann so der Regulationsprozess vollständig nach Funktionskriterien und Ueberlebensinteressen der Gesamtgruppe gesteuert werden.

So wäre eine Gegenüberstellung von zwei Extremmodellen in folgender Weise möglich. Die Regulation kann entweder ohne übergeordnete, steuernde und kontrollierende Instanz erfolgen, nur als Epiphänomen der individuellen Strategien derjenigen Gruppenmitglieder, die sich um das Besetzen einer bestimmte Position, bzw. Ausführen eines bestimmten Verhaltens, konkurrenzieren. Eine Realisierung dieses Modelles findet sich bei der Besetzung, bzw. Wiederbesetzung oekologischer Nischen in einem Oekosystem aus der Konkurrenz verschiedener Arten heraus. Die Regulation kann anderseits als Leistung des Gesamtsystems Gruppe erfolgen, wobei die Funktionen des Informierens, Motivierens und Auswählens von spezialisierten Mitglieder übernommen werden könnten; hier würden die individuellen Strategien der "Anwärter"-Individuen in ihrem Erfolg und in ihren Zielen durch andere Gruppenmitglieder (mit-)bestimmt im Hinblick auf den Gruppenerfolg. In diesem Fall ist es berechtigt, von Rollen nach unserer engen Definition (vgl. S. 29) zu sprechen. Mit diesem Modell lässt sich das Verfahren bei der Neubesetzung von Stellen in Institutionen und Betrieben der Industriegesellschaft beschreiben. Eine solche Gegenüberstellung würde für Selektionsüberlegungen eine klare Grenzziehung erlauben; im ersten Fall käme nur Individualelektion, im zweiten Fall nur Gruppenselektion als distale Ursache für einen solchen Regulationsmechanismus in Frage. Nun liegt aber die reale Situation in den Gruppen nichtmenschlicher Primaten offensichtlich zwischen diesen beiden Extremen. Zudem lässt sich eine genaue Abklärung der Selektionsverhältnisse in einer Primatengruppe wesentlich schwerer realisieren (vg. Kap. 6.1) als eine genaue Abklärung der

gruppendynamischen Prozesse während der Regulation eines Oekosozialverhaltensprofils (bzw. der dazugehörige Position).

Deshalb scheint mir eine modellmässige Gegenüberstellung von Regulation nur unter Beteiligung der direkten Positionsanwärter einerseits, und von Regulation unter Beteiligung von weiteren Gruppenmitgliedern andererseits, für unsere Zwecke geeigneter. Hier soll nun kurz untersucht werden, wie in Primatengruppen eine Beteiligung weiterer Gruppenmitglieder bei den einzelnen Schritten des Regulationsprozesses möglich wäre; das wird uns eine genaue Formulierung der empirischen Kriterien zur Unterscheidung dieser zwei Alternativmodelle erlauben. Schliesslich ist auch zu untersuchen, was es bedeuten kann, wenn keine Regulation in der Gruppe stattfindet.

Der erste Schritt, die Information der potentiellen Ersatztiere über den Ausfall eines zu regulierenden Verhaltens, bzw. Verhaltensträgers, erfolgt innerhalb einer Primatengruppe am einfachsten und ohne Nachteile direkt durch die sich daraus ergebenden Veränderungen bei den täglichen Kontakten aller Gruppenmitglieder, also auch der potentiellen Ersatztiere, untereinander. Auch in Fällen, wo eventuell kein geeignetes Ersatztier in der Gruppe selbst vorhanden ist – wie z.B. beim Ausfall des o a in einer I-o-Gruppe von Meerkatzen (vgl. Kap. 5.2 und 5.5) – kann die Information potentieller Ersatztiere ausserhalb der Gruppe direkt durch den Ausfall des Verhaltens erfolgen, wenn dazu eine regelmässige akustische Distanzkommunikation gehört. Nur in zwei Fällen könnte eine Mitwirkung weiterer Tiere vorteilhaft sein, damit potentielle Ersatztiere rechtzeitig informiert werden; wenn ein Tier, bzw. ein Verhalten sehr schnell, innerhalb von Minuten oder höchstens Stunden ersetzt werden müsste, ohne dass potentielle Ersatztiere in der Nähe wären, und wenn für ein Tier, bzw. ein Verhalten, welches nicht regelmässig ausserhalb der Gruppe wahrnehmbar ist, kein Ersatztier in der Gruppe selbst vorhanden ist. Für beide Fälle sind mir von Primaten keine Beispiele bekannt, und sie scheinen auch nach funktionellen Gesichtspunkten unwahrscheinlich zu sein. Ein besonderes Augenmerk auf solche Fälle in Freilandstudien könnte aber doch lohnend sein.

Beim zweiten Schritt, der Motivierung von potentiellen Ersatztieren, ist eine Mitwirkung von "Nicht-Positionsanwärtern" nicht zum vornherein unwahrscheinlich. Im einfachsten Fall sind pro Positions-"Inhaber" immer ein oder mehrere Ersatztiere(e) in der Gruppe, die grundsätzlich für dieses Oekosozialverhalten auch motiviert und geeignet sind, aber durch diesen gehemmt sind. Die Motivierung geschieht dann einfach durch den Wegfall der Hemmwirkung mit dem Ausfall des Positions-"Inhabers", bzw. seines Verhaltens; das ist ohne Mitwirkung weiterer Tiere möglich. Theoretisch ebenfalls möglich, aber komplizierter und aufwendiger wäre der umgekehrte Fall einer Konkurrenz unter mehreren potentiellen Anwärtern um das Vermeiden, statt um das Erlangen einer Position. In diesem Fall wäre

nicht eine Hemmwirkung bei besetzter Position, sondern eine auslösende (d.h. konfliktfördernde) Wirkung des Wegfalls dieses Verhaltens für die Motivierung der Ersatztiere ausschlaggebend. Hier könnten sich an der Motivierung eines Ersatztieres auch weitere Gruppenmitglieder beteiligen, die daran interessiert sind, dieses von den potentiellen Ersatztieren möglichst vermiedene Oekosozialverhalten wieder ausgeführt zu sehen. Wilson (1975) hält fest, es gebe wahrscheinlich keine stärkere Evidenz für das Vorliegen einer "direkten Rolle" (vgl. S. 19), und damit für Gruppenselektion auf dieses Verhalten, als "the effort by the group to recruit another animal to fill it" (the role) (p. 310). Diese Ueberlegung darf allerdings nicht umgekehrt werden; ein Fehlen von "Rekrutierungsbemühungen" ist kein Beweis für fehlende überindividuelle Funktion eines ausgefallenen Tieres, bzw. Oekosozialverhaltens.

Wenn die Information und Motivierung potentieller Ersatztiere durch die oben beschriebene Dynamik von Konkurrenz und sozialer Hemmung funktioniert, so genügt es für die Nicht-Konkurrenten in der Gruppe, wenn sie ihre Interessen durch Einflussnahme bei der Auswahl des Ersatztieres geltend machen. Ja, wenn weitere Gruppenmitglieder, neben den direkten Positionsanwärtern, ein Interesse an der optimalen Ausführung des zu regulierenden Verhaltens haben, so müssen sie mindestens in dieser Auswahlphase versuchen, den für ihre Interessen geeigneten "Anwärter" zu begünstigen. Dies würde voraussetzen, dass diese Mitglieder, jedenfalls bestimmte einflussreiche Mitglieder, untereinander ihre Eignung für bestimmte Oekosozialverhalten und Rollenfunktionen beurteilen, bzw. abklären können. Weiter müssten diese beurteilenden Mitglieder durch ihre "Wahl" die Chance des "Gewählten", die zu regulierende Position besetzen zu können, entscheidend verbessern können.

In der Theorie der sexuellen Selektion ist postuliert worden, dass die "Zuchtwahl" der Weibchen auch nach Kriterien der Tauglichkeit des Männchens als Betreuer und Beschützer ihrer Kinder erfolgt (z.B. Trivers 1972). Die hier aufgeführten Ueberlegungen lassen es lohnend erscheinen, ein solches Prinzip der "Beurteilung oekosozialer Fähigkeiten und Eignungen" nicht nur bei der Wahl des Geschlechtspartners zu vermuten, sondern in allen Situationen, wo ein Mitglied einer Primatengruppe in eine soziale Position rückt, in welcher es oekosoziale Aktivitäten mit überindividueller Funktion - also Rollen - ausführt.

Was kann es nun bedeuten, wenn keine Regulation in der Gruppe stattfindet? Auch hier muss differenziert werden nach den erwähnten drei Schritten im Regulationsablauf. Eine Information über den Ausfall und die "leere Position" wird innerhalb der Gruppe wohl in jedem Fall stattfinden, falls genug Zeit dazu vorhanden ist. Weiter wäre es auch möglich, dass sich Gruppenmitglieder um die Information gruppenfremder Artgenossen bemühen, oder dass sie potentielle Ersatztiere zu motivieren versuchen, aber ohne Erfolg bleiben. Fehlen nun dafür alle Anzeichen, so könnte angenommen werden, dass entweder der Umwelt- oder der Weiterführung des ausgefallenen Oekosozialverhaltens fehlt, oder dass, beim Fehlen geeigneter Ersatztiere in der Gruppe eine Mobilisierung aussenstehender Ersatztiere nicht möglich ist (z.B. in einer Gefangenschaftsgruppe). Schliesslich können aber die fehlenden Regulationsanzeichen auch als Hinweis gelten, dass das ausgefallene Verhalten weder für bestimmte übrige Mitglieder noch für die Gesamtgruppe eine wichtige Funktion erfüllt hatte.

Für die Interpretation konkreter Untersuchungsergebnisse bringen unsere Überlegungen also folgende Hauptresultate.

- Der Regulationsablauf sollte womöglich differenziert betrachtet werden nach drei Einzelschritten: Information über den Ausfall/Motivierung potentieller Ersatztiere, Auswahl des Ersatztieres.
- Fehlen von Regulation sollte nicht mit Fehlen von Regulationsanzeichen in den ersten beiden erwähnten Einzelschritten verwechselt werden. Fehlen alle Regulationsanzeichen, so kann das entweder durch fehlende Voraussetzungen (Gruppenzusammensetzung, Umweltsituation) begründet sein, oder es kann ein Hinweis sein, dass das ausgefallene Verhalten weder für einzelne übrige Mitglieder noch für die Gesamtgruppe wichtige Funktionen erfüllt hat.
- Ein Nachweis von Regulation eines Oekosozialverhaltens oder positionstypischen Aktivitätsprofils ist noch kein Beweis für eine überindividuelle Rollenfunktion des ausgefallenen Verhaltens. Die Regulation kann nach zwei empirisch unterscheidbaren Modellen erfolgen, nämlich entweder nur als Epiphänomen der Konkurrenz verschiedener Anwärter auf die "leere Position", oder unter Mitbeteiligung von Nicht-Konkurrenten bei mindestens dem letzten der drei erwähnten Einzelschritte.
- Zur Unterscheidung der beiden Modelle eignen sich drei Hauptkriterien, welche sich auf den zweiten und dritten Einzelschritt im Regulationsablauf beziehen:
 1. Das Vorkommen oder Fehlen von Handlungen bestimmter Gruppenmitglieder, welche als Identifizierung oder Motivierung von Ersatztieren verstanden werden können.
 2. Das Vorkommen oder Fehlen von Handlungen bestimmter Gruppenmitglieder, welche als ein- oder gegenseitiges Beurteilen und Abklären ihrer Eignung für verschiedene Oekosozialverhalten mit Gruppenfunktion verstanden werden können.
 3. Das Vorkommen oder Fehlen von Handlungen bestimmter Gruppenmitglieder, welche als aktive Auswahl und Begünstigung geeigneter "Anwärter" auf eine zu ersetzende Position, bzw. Oekosozialverhalten verstanden werden kann.

- Eine Beteiligung von Nicht-Konkurrenten am Regulationsprozess im erwähnten Sinn ist kein Beweis für Gruppenselektion des erwähnten Verhaltens. Sie kann auch durch VerwandtschaftsSelektion (unterschiedlichen Ausmasses), durch Selektion auf Gegenseitigkeit oder durch sexuelle Selektion entstehen.

5.1.2 Mögliche Regelgrössen: Hinweise aus der Differenzierung des Oekosozialverhaltens in der Meerkatzengruppe und aus weiteren Beobachtungen.

Im Prinzip können Gesamthäufigkeit und Häufigkeitsverteilung aller Oekosozialverhalten in der Gruppe als Regelgrössen untersucht werden. Regenerierende Regulation erwarten wir aber vor allem für Oekosozialverhalten, das ausschliesslich oder vorwiegend von nur einem Tier der Gruppe ausgeführt wird. Denn zum Einen fehlt in diesem Fall, nach dem Ausfall des Haupt- oder Einzel-Verhaltens-trägers, dieses Oekosozialverhalten in der ganzen Gruppe. Und zudem ist die Wahrscheinlichkeit gross, dass bei so ungleicher Häufigkeit des Oekosozialverhaltens weitere Tiere momentan sozial gehemmt sind, da sich die Verhaltenspotentiale der Mitglieder einer Primatengruppe stark überlappen.

In den weiteren Abschnitten dieses Kapitels konzentriere ich mich also auf Oekosozialverhalten, das über längere Zeit vorwiegend oder ausschliesslich von nur einem Gruppenmitglied gezeigt wird. In der hier anschliessenden qualitativen Schilderung der oekosozialen Aktivitätsprofile der verschiedenen Mitglieder der Weisskehlmeerkatzen-Gruppe werden deshalb vor allem die Besonderheiten der einzelnen Tiere hervorgehoben.

Die Angaben zum Verhalten der Meerkatzen beziehen sich, soweit nicht anders vermerkt, auf die Periode von Juli bis Dezember 1973, in der ich eine Reihe von Tests und Beobachtungen zur Differenzierung im Oekosozialverhalten durchführte. Da die wichtigen Befunde in den folgenden Abschnitten noch im einzelnen dargestellt werden sollen, gebe ich hier nur eine kurze Uebersicht, ohne auf die zugrundeliegende Evidenz näher einzugehen. Für weitere Angaben über die einzelnen Tiere, die in Altersreihenfolge besprochen werden, verweise ich auf Tab. I, S. 12 (Susi, dort aufgeführt, starb vor Juli 1973).

Linda (adultes, altes Weibchen; schon etwas altersschwach und mit langsamen Reaktionen): Weicht allen aus, z.T. sogar den Kindern; wird v.a. von Leo und Chico oft gejagt und flieht meist schon "prophylaktisch", wenn in der Gruppe Spannungen aufkommen. Im Freiland wäre Linda wohl ein peripheres Gruppenmitglied. Sondert sich nach Möglichkeit auch im Käfig ab, wird aber von den Kindern und von Chico oft aufgesucht. Sie nimmt mehrmals als einzige neues Futter an; exploriert aber (neben Leo) am wenigsten und lässt sich auch von den andern wenig aktivieren und ist in Problemlösungssituationen¹ sehr leicht störfähig. Äussert oft als Erste oder als Einzige, und auch länger als die Anderen, Warnlaute: sowohl leises Warnen ("Schnarr-Laute") wie auch lautes Warnen (hohe "Zick-Laute"). Das mag damit zusammenhängen, dass sie oft die Strasse (aus dem Fenster) und die Umwelt im Zimmer beobachtet. Gegenüber Menschen zeigt sie am wenigsten Scheu von allen Tieren. Sie verteidigt ihr Kind Pablo aber prompt und regelmässig gegen Bedrohungen durch Menschen. Unterbricht anfangs häufig die Eigenaktivität von Pablo; überwacht ihn und hält ihn z.T. von Gefahrensituationen zurück (vgl. Pablo).

Leo (vollaushewachsenes Männchen; weitaus grösstes und kräftigstes Tier, mit tiefster Stimme, Vater aller drei Kinder): ~~als~~ Tier mit Vorrang am begehrten Futter und an begehrten Plätzen im Käfig. Er sondert sich von der Gruppe aktiv ab (äussert auch nie ein Kontakt-Grunzen) und wehrt z.T. Interesse und Annäherungen der Anderen ab; interagiert fast nur mit den beiden Weibchen. Mit Vorliebe sitzt er allein in der T2-Boxe (vgl. Abb. 1), wo er sein Spiegelbild undeutlich sehen kann (Aluminiumwand), oder mit Aufmerksamkeit auf die Umwelt ausserhalb des Käfigs gerichtet; wirkt dabei oft gelangweilt. Wenn er aber aktiv wird, ist er sofort im Aufmerksamkeits-"focus" der Gruppe. Gegenüber unbekannten und potentiell-gefährlichen Objekten und in Problemlösungssituationen verhält er sich abwartend-vorsichtig, lässt sich durch starkes Interesse der Anderen oft zu einer kurzen Nahinspektion aktivieren, und zieht sich dann wieder zum Beobachten zurück. Leo äussert drei *da*-spezifische "loud calls": ein tiefes Alarm- oder Warnbellen ("pyow" nach Marler 1973) - entsprechend dem lauten Warnen der anderen Tiere, aber eine Tonlage tiefer und lauter -, eine schnelle Abfolge von "Hust-Bell-Lauten" mit O-Mund ("ka-train" nach Marler 1973), und einen dumpf resonierenden, mit geschlossenem Mund ausgestossenen "Umm-Laut" ("boom" nach Marler 1973; vgl. auch S. 99). Die beiden letzteren wurden meist nach Störungen von aussen geäussert, wobei die andern Tiere stark auf Leo orientiert waren. Ein leiser Warnlaut, wie von den ♀♀ und Juvenilen war von Leo nie zu hören; er reagierte auf Alarmreize meistens erst nachdem schon Andere Warnlaute geäussert hatten, mit seinem lauten "pyow". Gegenüber Bedrohungen ausserhalb des Käfigs unterschied sich sein Verhalten sonst nicht vom Verhalten der Anderen; einzig gegenüber einer lebenden Schlange reagierte er am stärksten mit Imponierspringen (wodurch das Klettergerüst stark geschüttelt wird). Leo verteidigte alle drei Kinder (d.h. später auch die im Juni 1974 geborene

1

Als Problemlösungssituation bezeichne ich (von mir arrangierte) Situation, wo eine Futterbelohnung nur durch Agnstabbau und/oder Lernen einer richtigen Manipulation zu erhalten war (vgl. Kap. 5.3).

Bambola), wenn sie von Menschen direkt bedroht wurden, und - auch ohne äussere Bedrohung - auf ihr sehr intensives und verzweifertes Schreien hin; die so ausgelöste Verteidigungs-Reaktion wirkte automatisch und richtete sich beim Fehlen einer äusseren Bedrohung auch gegen Gruppenmitglieder. Schliesslich bedrohte Leo als einziges Tier der Gruppe sein Spiegelbild (vermutlich als fremdes ♂).

Samanga (4 1/2 - 5 jähriges, adultes Weibchen): Dominiert am Futter und an begehrten Plätzen alle Tiere ausser Leo. Sie ist ein zentrales Tier der Gruppe, das mit allen Tieren relativ viel interagiert. In Problemlösungssituationen und gegenüber unbekannten Objekten ist sie von den Adulten die ausdauerndste, und sie lässt sich von den Anderen leicht aktivieren; sonst zeigt sie kein spezifisches Verhalten gegenüber neuem Futter, unbekannten und potentiell-gefährlichen Objekten. Wie Linda überwacht sie ihre Kinder und hält sie z.T. von Gefahrensituationen weg (mit leisem Warnlaut). Sie hält sich bei Bedrohung von aussen meist im Hintergrund. Auf appellierende Laute ihrer Kinder (neben Maja ab Juni 74 auch Bambola) reagiert sie differenziert, nach Ueberblicken und Beurteilen der Gesamtsituation, und greift nicht so schnell ein. Wenn ein Kind aber wirklich bedroht wird, verteidigt sie es ebenfalls. Gegenüber Menschen ist sie das scheueste Gruppenmitglied.

Chico (3 1/2 -4-jähriges, subadultes Männchen; vermutlich mit Linda verwandt, da er sich ihr in der Zeit nach Susi's Tod (vgl. Tab. I) stark anschliesst und von ihr gegen mich verteidigt wird): steht in der Dominanzrangordnung nach Samanga an dritter Stelle; nach der Wegnahme von Leo kann er sich als neues Tier der Gruppe etablieren (vgl. Kap. 5.2). Futter in der Nähe von Leo oder Samanga schnappt er manchmal im schnellen Vorbeispringen, wie er überhaupt den Anderen an Behendigkeit und Reaktionsschnelligkeit überlegen ist (darin macht ihm später Maja Konkurrenz). Er ist sozial und gegenüber der Umwelt das aktivste Tier der Gruppe. Ausser mit Leo interagiert er mit allen Tieren der Gruppe häufig.

Die Beziehung gegenüber Leo veränderte sich während der gesamten Beobachtungszeit am stärksten. Gegenüber Kopulationsversuchen von Leo mit den Weibchen (anfangs auch Susi, vgl. Tab. I) reagierte er v.a. im ersten Jahr (im Alter von etwa 2 1/2 bis 3 1/2 Jahren) mit höchster Erregung und "harrassing"-Versuchen (vgl. auch Rowell 1971). Er wich Leo nach Möglichkeit aus, und leitete dessen Angriffe sofort auf Linda weiter. Ab Herbst 73 verstärkte sich die Spannung zwischen Leo und Chico zusehends, was v.a. Linda zu spüren bekam. Nach der vorübergehenden Trennung der Gruppe (nachdem Linda von Leo getötet worden war), und dem Wegtransport von Leo veränderte sich Chico's Verhalten dramatisch (vgl. Kap. 5.2). Ich beschreibe hier das Oekosozialverhalten vor diesen Veränderungen.

Chico ist das "Haupt-Erkundertier" der Gruppe; beim Erkunden und Bearbeiten von neuen Objekten und in Problemlösungssituationen beweist er viel Ausdauer und Geschick. Er lässt sich auch leicht durch eine umweltgerichtete Tätigkeit Anderer aktivieren. Auch gegenüber potentiell-gefährlichen Objekten und bei

Bedrohung der Gruppe von aussen ist er meist vorn zu finden, macht oft Blitzvorstösse, und ist fast immer in Bewegung. Schreiende Kinder verteidigt er aber nicht. Gegenüber Menschen ist er nicht scheu. An seinem Spiegelbild ist er sehr interessiert, droht aber nicht. Oekosozialinteraktionen mit den Kindern ergeben sich v.a. beim Erkunden und Spielen (vgl. Kap. 5.3).

Maja, Pablo und Bambola (Kinder von Samanga und Linda; 0 - 1 1/2 Jahre alt, d.h. bis Sommer 1974): Die Kinder sind bis zum Alter von 3/4 - 1 Jahr in ihrer Auseinandersetzung mit der Umwelt entweder auf sich selbst bezogen, oder auf Vorbild und Nähe der Weibchen und von Chico bezogen. Auf diese Weise lernen sie von der dritten Lebenswoche an die normale Käfigumwelt und etwa von Ende 2. Lebensmonat an das Normalfutter kennen. Im Futterrang sind sie natürlich allen älteren Tieren unterlegen, werden aber von diesen etwa im ersten Lebensjahr noch neben sich toleriert. Mütter geben ihren Kindern nicht nur kein Futter, sondern nehmen ihnen sogar manchmal Futterstücke aus den Händen oder sogar aus dem Mund. Ab etwa dreiviertel- bis einjährig erkunden sie auch selbständig unbekannte Objekte, können ihrerseits die älteren Tiere damit aktivieren, und können in Problemlösungssituationen etwas lernen, was die Mutter noch nicht kann. Aber auch jetzt noch schenken sie allen umweltgerichteten Aktivitäten der Adulten und Subadulten grosse Aufmerksamkeit (dies gilt besonders auch für Leo, mit dem fast keine positiven, gegenseitigen Sozialkontakte bestehen). In Gefahrensituationen suchen sie die Nähe der Mutter oder äussern spezifische Laute mit Appellwirkung ("pfeifen" und "schreien", vgl. S. 58), durch welche, je nach Situation, die Mutter und das adulte Männchen (vgl. oben und Kap. 5.4) zu Hilfs- und Verteidigungsverhalten aktiviert wird. Schon vom Alter von 4 Monaten an reagierte auch Maja auf solche Lautäusserungen von Pablo (und später von Bambola) mit Nähern, Kontaktsitzen und Umarmen.

Unter den drei Kindern war Maja, als ältestes und als Kind von Samanga, das dominanteste; dank der Unterstützung durch ihre Mutter konnte Maja manchmal auch Linda und Chico verdrängen oder verjagen. Mit dem Aelterwerden (ab ca. 1-jährig) entwickelte sie sich zu einem sehr aktiven, sehr beweglichen und reaktionsschnellen, selbstsicher-frechen Tier, sowohl gegenüber den Gruppenmitgliedern wie gegenüber der Umwelt. Pablo, nur 3 Monate jünger als Maja, war in seiner Entwicklung retardiert, zuerst durch die Einflüsse der Behandlung, die er von seiten seiner Mutter Linda erfuhr (Müri 1974), später durch den Verlust der Mutter als er 1 1/4-jährig war (vgl. Tab. I). Nach Lindas Tod wurde er zum "Prügelknaben" der neu zusammengeführten Gruppe (vgl. S. 102/103). Bambola beobachtete ich nur in ihrem ersten Lebensjahr; in dieser Zeit verlief ihre Entwicklung ähnlich wie die von Maja.

Gesamthaft erscheinen als wichtigste mögliche Regelgrössen einerseits eine Reihe von Verhaltensbesonderheiten des *da* Leo (v.a. gegenüber Störungen und Gefahrensituationen) und anderseits einige Differenzierungen (v.a. von Chico und Linda) im Verhalten gegenüber neuem Futter, unbekannten und potentiell-gefährlichen Objekten, und "Problemlösungssituationen" (vgl. Anm. S. 114). Diese

Verhaltensbesonderheiten und ihre Regulationsfähigkeit werde ich in den folgenden Abschnitten genauer besprechen und mit Befunden aus der Literatur vergleichen. Dabei werde ich, wo es im Zusammenhang sinnvoll erscheint, auf weitere mögliche Regelgrößen im Oekosozialverhalten eingehen, wie sie aus Feldstudien bekannt sind. Hier gebe ich deshalb noch einen kurzen Ueberblick (ohne Quellenangabe im Einzelnen) über positionstypische Besonderheiten im Oekosozialverhalten, wie sie v.a. bei freilebenden Pavianen beobachtet worden sind.

Allgemein ist zu bemerken, dass unterschiedliche Positionen in der Gruppen-"Geographie" (zentral-peripher) im Freiland für die Differenzierung des Oekosozialverhaltens stark ins Gewicht fallen. Im Einzelnen können folgende, bisher nicht genannte Aktivitäten durch bestimmte Einzeltiere regelmässig gezeigt werden.

- Entdecken- und Nutzbarmachen von Futter- und Wasserquellen
- Zurückhalten von Gruppenmitgliedern von einer Gefahrenstelle
- Aufmerksamkeit eines Bedrohers auf sich und von der Gruppe weg lenken.
- In der Beziehung zwischen Gruppen: Bekämpfen von Gruppenfremden; Distanzkontakt mit anderen Gruppen halten (durch Rufe und "displays"); direkten (Nah-)Kontakt mit Gruppenfremden aufnehmen.
- Im Zusammenhang mit der Bewegungskoordination: die vorderste Position beim Aufbruch und/oder Marsch halten; ein (mit-)entscheidendes Signal zur Aenderung der Richtung und/oder Bewegungsart geben; an weithin sichtbarer Stelle sitzen und Position durch weithin hörbare Rufe angeben.

5.1.3 Methoden zur Untersuchung der Regulation

Ich gebe hier eine kurze Uebersicht über alle möglichen methodischen Zugänge, mit denen die Regulation der oben genannten Oekosozialverhalten in einer Primatengruppe untersucht werden kann. Diese zusammenfassende Darstellung erfolgt hier, da ich in den folgenden Abschnitten bei der Darstellung und Diskussion von Ergebnissen anderer Autoren nur ausnahmsweise auf die Methode eingehen werde. Die nachstehenden Varianten des experimentellen Eingriffs in der Gruppe sind möglich.

1. Ein Tier kann über längere Zeit ganz aus seiner Gruppe entfernt werden; dabei fällt aber nicht nur sein Oekosozialverhalten aus, sondern es wird auch seine soziale Position frei. Zu fragen ist also hier, ob und wie die restlichen Tiere ihre sozialen Beziehungen und ihr Oekosozialverhalten verändern, und insbesondere wieweit die beiden Veränderungen korreliert sind (vgl. auch Kap. 4).
2. Gezieltere Untersuchungen zur Regulation des Oekosozialverhaltens sind möglich, wenn ein Tier nur soweit beeinflusst wird, dass sein Oekosozialverhalten ausfällt oder stark von der Norm abweicht. Im Einzelnen gibt es dabei folgende Varianten:
 - a) das Referenztier wird kurzzeitig, für die Durchführung bestimmter Gruppentests zum Oekosozialverhalten, aus der Gruppe genommen;
 - b) dem Referenztier wird der Zugang zu den Aktionsräumen solcher oekosozialer Gruppentests verwehrt, wobei es für die Gruppe sichtbar und hörbar bleibt;
 - c) die Umweltbedingungen werden selektiv so manipuliert, dass sich das Oekosozialverhalten des Referenztieres verändert;
 - d) das Referenztier wird durch physiologische Eingriffe (chemisch-pharmazeutisch, elektrisch, operativ) so beeinflusst, dass sich sein Oekosozialverhalten (aber eben meistens nicht nur dieses) verändert;
 - e) dem Referenztier wird (durch Einzel- oder Ferndressur) ein bestimmtes Oekosozialverhalten adressiert oder andressiert;
 - f) dem Referenztier allein werden ohne Dressur Informationen gegeben, bzw. vorenthalten, welche sein Oekosozialverhalten in der Gruppe verändern.

Jede der angeführten Varianten hat ihre Vor- und Nachteile. Hauptnachteil ist, dass meist nicht nur das gewünschte Verhalten, oder nicht nur das gewünschte Tier, durch den experimentellen Eingriff beeinflusst wird. Am elegantesten in dieser Hinsicht ist sicher die zuletzt aufgeführte Variante (die Menzel (1971 b) erfunden hat), aber sie lässt sich nur für ganz bestimmte Oekosozialverhalten anwenden. In meinen eigenen Versuchen habe ich die erste Methode und die Varianten a, b und c der zweiten Methode verwendet.

5.2 Oekosozialverhalten gegenüber (erkannten) Gefahren und Verhaltensbesonderheiten des Alpha-Männchens.

5.2.1 Eigene Beobachtungen

Verhaltensbesonderheiten des Alpha-Männchens:

Die Weisskehlmeerkatzen gehören zu den grössten *Cercopithecus*-Arten und zeigen einen starken körperlichen Geschlechtsdimorphismus (vgl. Gewichtsangaben auf Tab. I, S. 12, und Coelho 1974, Gartlan and Brain 1968). Auch im Verhalten zeigte das dominante adulte Männchen¹ Leo einige charakteristische Besonderheiten. Da im Kap. 5.1.2 schon eine kurze Gesamtdarstellung des Verhaltens von Leo und seiner sozialen Position in der Gruppe gegeben worden ist, konzentriere ich mich im Folgenden auf das "regulationsverdächtige" Oekosozialverhalten. Es ist dies v.a. Verhalten in Gefahrensituationen, welches deshalb im zweiten Teil dieses Abschnitts auch für die anderen Tiere besprochen wird. In der Meerkatzengruppe war es möglich, die Verhaltensregulation bei Ausfall des Alpha-Männchens zu untersuchen, indem ich Leo ganz aus der Gruppe nahm als Chico rund 4 1/2 Jahre alt geworden war.

Schon seit rund einem halben Jahr vor diesem Eingriff hatte die Spannung zwischen Chico und Leo zugenommen; parallel dazu war es auch zwischen Linda und Leo vermehrt zu Aggressionen gekommen. Wenn Chico von Leo (und mit ihm manchmal auch Samanga) angegriffen wurde, so versuchte er die Aggressionen auf Linda umzuorientieren und jagte so seinerseits dieses Tier vermehrt herum. Trotz verschiedener Massnahmen meinerseits liessen sich diese Spannungen und der damit verbundene Druck auf Linda, nicht wesentlich vermindern. Anfangs August 1974 wurde Chico in mehreren Kämpfen kurz hintereinander verletzt, so dass ich ihn am 13.8.74 aus dem Gruppenkäfig nehmen musste. Am folgenden Morgen fand ich Linda tot im Gruppenkäfig mit Wunden, die nur von Leo stammen konnten². Darauf wurde Leo aus der Gruppe genommen.

¹ vgl. dazu Kap. 5.2.2. (S. 137).

² Dieses zeitliche Zusammentreffen sowie die Beobachtungen, dass sich Linda und Chico in heftigen Kämpfen gegen Leo unterstützten, und dass Linda mich heftig bedrohte, wenn ich Chico aus dem Gruppenkäfig herausfing, führte mich zur Annahme, dass Chico ein Kind von Linda war.

Leo blieb darauf noch während rund 4 Monaten im Zimmer, "akustisch präsent", bevor er in einen Zoo übersiedelt wurde. Im ersten Monat dieser Periode erlebte Chico noch viermal (während insgesamt 2 1/2 h) Leo als Mitglied der Gruppe; während der letzten 3 Monate sahen sich Chico und Leo nie mehr, aber Chico wurde insgesamt 39 Tage lang im Einzelkäfig isoliert, während Leo (hörbar) im Zimmerkäfig bei der Gruppe war. Während der letzten vier Wochen vor dem Abtransport von Leo liess ich Chico ohne Unterbruch mit der Gruppe zusammen. Dass Leo in dieser Zeit für die Tiere im Gruppenkäfig immer noch präsent war, zeigte sich einerseits an ihrer häufigen Orientierung zu Leo's verborgenem Standort hin, und andererseits am täglichen Vokalisationsaustausch. Wenn Leo Zeichen von Spannung und Unruhe in der Gruppe (Umherrennen, Drohgrunzen, Schreien von Juvenilen usw.) wahrnahm oder wenn (störende) Menschen das Zimmer verliessen, antwortete er meist mit "pyow"-Rufen und, in Steigerung, mit "ka-train"-Lauten (vgl. S. 114), worauf die anderen Gruppenmitglieder wieder oft mit Lauschen und suchendem Nähern reagierten; auch den dritten "loud call", das stark resonierende "boom" (vgl. S. 114 und 99), liess Leo regelmässig hören, im allgemeinen als Reaktion auf eine Serie von Kontaktlauten (Typ 2-Laute nach Gautier, 1975) der Tiere im Gruppenkäfig (v.a. Samanga). Chicos Sozialverhalten unterschied sich qualitativ in diesen 4 Monaten nicht vom Verhalten im letzten Monat vor Linda's Tötung; insbesondere wurde er manchmal von Samanga (und mit ihr z.T. Maja) im Käfig umhergehetzt, wobei er sich jeweils zu verstecken versuchte und sich in eine möglichst entfernte Ecke drückte.

Die Periode in der Chico die Position von Leo übernehmen und dessen Verhalten regulieren konnte, beginnt also erst mit dem Tag des Abtransportes von Leo aus dem Zimmer. Im Verlauf der folgenden Monate begann Chico nach und nach, und im Zusammenhang mit seiner allmählichen Etablierung als neues α -Tier der Gruppe, alle typischen Oekosozialverhalten zu zeigen, welche vorher nur bei Leo zu beobachten gewesen waren. Im Folgenden sind für diesen Zeitraum die wichtigsten Ereignisse und Veränderungen im sozialen und oekosozialen Bereich in Tabellenform dargestellt (Tabelle X, S. 121- 127). Der Ablaufplan für die allgemeinen Beobachtungen und die Tests zum Oekosozialverhalten ist recht kompliziert, weil der Neuaufbau zu einer stabilen Gruppe nur durch kontrolliertes, schrittweises Trennen und Zusammenführen verschiedener Individuenkombinationen möglich war. Dieses Vorgehen war wegen verletzungsreicher Kämpfe und triadischer Rangkomplikationen (vgl. Tab. X, S. 122) nötig geworden; damit konnte das Ziel der Gruppen-Neukonstituierung (mit Chico als α -Tier) erreicht werden, ohne dass es zu schweren Verletzungen oder Tötungen kam.

Tabelle X:

Beziehungsveränderungen und Oekosozialverhalten von Samanga und Chico in der Weisskehlmeerkatzen-Gruppe nach Herausnehmen des - o Leo: Übersicht über die schrittweise Zusammenführung und den Neuaufbau der Beziehungen bis zur Etablierung von Chico als neues - o. Unterstrichen: erstes Auftreten bei Chico von Besonderheiten im Oeko-sozialverhalten, die vorher (nur) Leo gezeigt hatte.

Datum	Sa	Bl	Ma	Pa	Ch	Tests	Beziehungsveränderungen, bes. Ereignisse etc.	Bemerkungen
seit 18.11. bis 12.12.	alle zusammen (Leo in E)					FU	Seit 13.9. tönt Kontaktlaut von Ch etwas tiefer und sonorer. Ch weicht Sa i.a. aus; flieht, wenn Sa droht, oder Ma hetzt. Ch unruhiger als Sa, wirkt gehemmt. Soziopositivste Interaktion: Ch folgt Sa, beriecht Analfeld. Pa ist "Prügelknabe" der Gruppe.	Gewicht Ch = 5,6 kg Gewicht Sa = 5,0 kg
12.12.	(Leo weg)							am 12.12.: Leo weg aus dem Zimmer
14.12	alle zusammen						Ch beginnt mit "Zähnewetzen" (S. 131), gähnt und kratzt häufig, sehr gespannt und unruhig, gehemmt; auch Sa gehemmt und unruhig. Sa, Ma und Pa jagen Ch manchmal.	
15.12.	alle zusammen						heftiger Kampf zwischen Ch und Sa; Ch gewinnt, aber beide sind verletzt; Ch wird in L allein abgetrennt.	Weiter "Zähnewetzen". Ch und Sa: Wunden.
16.12.	in R (über Nacht)		in L				Chico hat "Stimmbruch"; Kontaktlaut tönt zwei Lagen tiefer! Chico oft mit Erektion; wirkt "getrieben", aber gehemmt.	Sehr starkes "Zähnewetzen" von Ch.
	alle zusammen (80' lang)		FU				Angriff von Ch auf Sa: beisst sie zweimal (1x Nackenbiss, so dass Sa stossweise schreit). Ma greift aber Ch an, hetzt. Ch flieht, wenn Ma hetzt! Ch am Futter dominant, besteigt Ma die präsentiert.	Ch und Sa mit neuen Wunden. wenig "Zähnewetzen".

Tests:

FU=Gemeinsame Fütterung (mehrere Haufen), DR=Bedrohung eines Juvenils durch Mensch, LT=Zeigen und Bewegen eines Tuches mit Leopardenfell-Muster (10' lang), SP=Spiegel (45x65 cm) wird 10' lang vor Vordergitter postiert (für Ch), FA=Herausfangen eines Tieres aus dem Gruppenkäfig (dabei wird es ins T2 gejagt), O=Neues Objekt (Schachtel, Holz, Tuch etc.) für 15' in den Käfig geben.

Tiere:

Sa= Samanga (ca. 6 J.), Bl= Bambola (am 17.12. 6 Mt. alt), Ma= Maja (1 3/4 J.), Pa= Pablo (1 1/2 J.), Ch= Chico (ca. 5 J.). Käfig: Einzelkäfig (von Gruppenkäfig optisch isoliert), R= rechte Käfighälfte mit angehängten Transportboxen T1 und T2 (vgl. Abb. 1), welche durch 2 Schieber von linker Käfighälfte (=L) getrennt werden kann.

Tabelle X:
(Fortsetzung)

Datum	Sa	Bl	Ma	Pa	Ch	Tests	Beziehungsveränderungen, bes. Ereignisse etc.	Bemerkungen
17.12.	in L (über Nacht)				in R	FU	Jagereien (ohne Kontaktaggression): "unauf-lösbares Dreieck" von Ch-Sa-Ma. Ma kann mit Hetzgrunzen Ch beliebig umherjagen, obwohl Ch klar dominant über Sa ist. Imponierspringen (=imp) von Ch und von Sa. Ch am FU friedlich, aber doch dominant.	wieder "Zähnewetzen" von Ch.
	alle zusammen (60')							
18.12.	in R (über Nacht)				in L	FU, DR	Sa und Ma hetzen Ch so lange, bis er sich in T1 und T2 zu verkriechen versucht. Ch weicht Ma aus, aber Sa weicht Ch aus; auch wenn Ch freundlich nähert. Ch am FU dominant, keine Aggressionen. Bei DR kein "pyow" und "boom" von Ch.	"Zähnewetzen" und Erektion von Ch. Ch und Sa: neue Wunden.
	alle zusammen (45'+75')							
19.12	in L (über Nacht)				in L	FU, LT	Sozial keine Veränderung, Ch am FU dominant. Bei LT: erstmals tiefer Warmlaut = "Pyow-loud call" von Ch; er ist am nächsten bei LT. Zweimal (im Alarm) kurz Beriechen von Sa und Kontaktstehen, aber Sa gleich weg. Nach Alarm-ende kein "boom" von Ch.	"Zähnewetzen" von Ch. (Beschreibung der "loud calls" auf S. 114).
	alle zusammen (60'+135')							
20.12.	in L (über Nacht)				in R		heftige Kämpfe und Beissereien (nach gleichem Dreieckmuster); Ch kann seine Dominanz nicht durchsetzen, da er bei jedem Hetzgrunzen (von Sa, Ma und 1 x sogar von Pa) kopflös flieht.	Ch, Sa und Ma mit Wunden. "Zähnewetzen" von Ch.
	alle zusammen (30')							
21.12.	in L (über Nacht)				in R	SP, FU	Gegen SP: kein Drohen, aber langes und genau- es Betrachteten durch Ch. Ma hetzt; Ch flieht im L umher, obwohl Sa im R abgetrennt, und Ma ihn nur verfolgt, nicht berührt! Nachher präsentiert Ma, aber Ch besteigt sie nicht. Ch am FU dominant.	"Zähnewetzen" von Ch.
	Sa+Bl+Pa in R Ma+Ch in L (120')							

Tabelle X:
(Fortsetzung)

Datum	Sa	Bl	Ma	Pa	Ch	Tests	Beziehungsveränderungen, bes. Ereignisse etc.	Bemerkungen
22.12	Sa+Bl+Pa in R			Ma+Ch in L		FA	Ma "jaust" Ch in L (v.a. Wunden), und Sa, Bl (durchs Gitter) in R. Beim FA zeigt Sa heftiges Verteidigungsverhalten gegen Mensch, aber Ch beobachtet nur (kein "pyow", keine Aggression). Ma in E schreit anfangs sehr intensiv, worauf Sa mit höchster Erregung und z.T. Angriffen auf Ch reagiert; dies wiederholt. Jeweils bei Berührung viele Kontaktlaute aller Tiere; darauf reagiert Ch erstmals mit "boom-loud call" (3x in 50'), aber (noch) geringe Lautstärke.	"Zähnewetzen" von Ch. nachdem Ma in E: deutlich weniger "Zähnewetzen" von Ch.
	in R		in E		in L			
23.12.	in R		in E		in L	SP	Ch reagiert nach schwacher Beunruhigung durch Ma (in E) und Kontaktlauten in Gruppe mit "boom" (Schwelle niedriger als am 22.12.). Deutlich weniger Sa-Ch-Spannung. Gegen SP: Intention zu Drohung von Ch, Ablenkung durch Sa; dann langes Drohen gegen SP, wie "gefangen" davon.	Sehr wenig "Zähnewetzen" von Ch.
28.12.	in R		in E		in L	FU	Pa schreit, als ihm Ch Futter wegnehmen will, greift Ch (schreiend) an; Ch flieht! 3x kurz hintereinander jagt Pa (2x auch mit Hetzgrunzen) Ch, der "blind" flieht.	gleiches triadisches Verhalten wie vorher Ch-Sa-Ma.
29.12.	in R		in E		in L	FU	Pa, als ihm Ch FU wegnehmen will, greift ihn schreiend an; Ch flieht und Sa beginnt (von R aus) zu hetzen; Ch flieht panisch und Pa hetzt auch (nach einigen Angriffen flieht aber Pa von sich aus und versteckt sich).	Pa hat Verhalten von Ma; im "Hetz-Dreieck" übernommen!

Tabelle X: (Fortsetzung)

Datum	Sa	BI	Ma	Pa	Ch	Tests	Beziehungsveränderungen, bes. Ereignisse etc.	Bemerkungen
bis 22.1.	in R		in E		in L	DR	Ch ist dyadisch aggressiver gegen drohenden Mensch, droht zurück; aber keine Anzeichen von Verteidigung von Jungtieren (während Sa stark verteidigt).	Alle Wunden sind verheilt.
22.1.	R - L offen (Ma in E)		(105')			FU, LT DR, FA O	nach 5' (auf Kontaktlaute hin): Ch "boom". Ch-Sa halten Distanz in den ersten 75', fast ohne Aggression. Ch's Aufmerksamkeit stark nach aus- sen gerichtet, bzw. Absonderung im T2 (zus. 21' von 60' Protokoll). In FU-Erwartung Kampf Ch-Sa (2x); Sa schreit und flieht, hetzt nachher, aber Pa reagiert nicht. Ch sehr selbstsicher, klar dominant; imp. mehrmals. Bei DR und FA: Ch zeigt keine Anzeichen von Verteidigung. Bei LT: Ch reagiert sehr stark mit "pyow" (23x in 15'), immer am nächsten beim LT, imp mehrmals. Bei O: Ch beansprucht Q 4'30", dann weg, <u>droht</u> <u>aber</u> gegen Pa+B, lässt keines ans Q.	kein "Zähnewetzen" mehr. Sa: neue Wunden; Ch's Dominanz aner- kannt (aber Ma in E).
24.1.	in R		in E		in L	FU	unverändert, Ch klar dominant, Pa hetzt nicht mehr.	
25.1.	R - L offen (Ma in E)		(30')				Ch versucht immer wieder positive Annäherung an Sa, die aber immer ausweicht oder flieht.	Ch-Sa-Beziehung ist "festgefahren".
27.1.	in R		in E		in L	FA, DR LT	Bei der grossen Aufregung nach FA lässt Ch erstmal den "ka-train-loud call" hören. DR gegen BI als Sa im T2: BI schreit ca. 4'lang sehr intensiv um Hilfe; Ch reagiert nur mit beobachten, dann "boom"; setzt sich zwischen BI und drohenden Menschen. Ch droht auch nicht als Sa in T2 (hörbar verängstigt) weggetragen wird.	Ch jetzt mit allen drei "loud calls".

Tabelle X:
(Fortsetzung)

Datum	Sa	Bl	Ma	Pa	Ch	Tests	Beziehungsveränderungen, bes. Ereignisse etc.	Bemerkungen
27.1.	in E	alle 4 zusammen (30'+30')					Ch beriecht, besteigt Ma; diese flieht nicht, imp sogar. Ch droht (stumm), imp, aber greift Ma nicht an. Er blickt und lauscht zwischen- durch Richtung E (Sa!). Deutliche Erwartung, dass Sa eingreift. Ch reagiert mit Kontaktlaut (6x) oder "boom (3x) oder "pyow" (2x) auf Lautäusserungen von Sa (im E).	Ch wagt nicht, Ma anzugreifen ("abhängiger Rang" von Ma).
	in E	in R	in L (über Nacht)					
28.1.	in E	zusammen (90')					Ma präsentiert, Ch besteigt, stösst schwach. Ch viele imp; Ma flieht manchmal, aber nie ernsthaft (schreit nie). Ch wieder gehemmt, nervös.	
30.1.	in E	in R	in L (über Nacht)		DR, NE		Ch und Ma spielen halb aggressiv (Verfolgen, "Ringen", Ma imp dazwischen (!)), sonst keine Veränderung. DR gegen Bl: Ma setzt sich vor Bl, droht gegen Mensch; Ch beobachtet nur. NE: "Neugiertraube", aber Ma hält ca. 1m Abstand.	Ch-Ma-Beziehung ist "festgefahren".
	in E	(auch über Nacht)						
31.1.	in E	täglich mind. 45' total 275': Bl+Pa Ch+Ma in L in R dazwischen (über Nacht): alle 4 zusammen				FU, NE	Jedesmal, wenn Ch Ma bei einer Verfolgung so in die Enge getrieben hat, dass sie Angst bekommt (Lautäusserung!). stoppt Ch sofort, blickt und lauscht Richtung E(Sa!), als erwarte er Sa's Intervention. Seit 27.1. hatte Ch dutzendemale schon vorher aufgegeben, aber erst 5x hatte Ma wirklich (mit Schreien oder Hetzen) an Sa appelliert, so dass Ch erfahren konnte, dass Sa nicht intervenierte. Beim sechstenmal packt Ch Ma, beisst sie gehemmt und presst sie auf den Boden. Nach dem 8. mal stoppt er keinen ernsthaften Angriff mehr! (Ch beisst Ma noch 1x). Ma weicht Ch weniger weit aus, sie beriechen sich, einmal "lausen" sie sich fast. Bei O: Ch ist vollständig intolerant.	Ma hatte zu viele Fluchtmöglichkeiten; im halben Käfig kann Ch sie besser erwischen, um seine Dominanz klar zu stabilisieren.
1.2.								
2.2.								
3.2.								

Bei O: Ch ist vollständig intolerant.

Tabelle X:

(Fortsetzung)

Datum	Sa	Bl	Ma	Pa	Ch	Tests	Beziehungsveränderungen, bes. Ereignisse etc.	Bemerkungen
3.2.	Sa zur Grp. (Ma in E) (45')					FA	Ch greift Sa in der 1. Min. an, beisst sie; nachher nur noch imp. Immer wieder positive Annäherungsversuche, schliesslich besteigt Ch 3x Sa (mit Stossen); Ch uriniert mehrmals über gleichen Holzklötz ("Markieren"). Bei FA keine Verteidigung.	Das "Hetz-Dreieck" kommt nicht mehr zustande.
							Ch in 60'; 12x imp, 2x "boom", 1x begattet er Sa (wieder unvollständig). Ch hat Tendenz sich abzusondern; kein Kontaktilaut in 60 Min.	
							Ch's Aufmerksamkeit ist häufig "nach aussen" gerichtet (in 10' von 30'); er ist die meiste Zeit allein. Ch "markiert" wieder (s. 3.2.)	
4.2.	alle zusammen						Heftiger Kampf während dem Ch Sa packt und ihr einen Nackenbiss versetzt (Sa bleibt 5' im Schock liegen); Ch nachher beruhigt. 8' später: Ma "laust" Ch ca. 2'. Bl macht spielerische "Nackebisse" bei Pa und Ma. Beim FU ist Ch sehr intolerant. Ca. 2h nach Kampf wird Sa von Ch begattet (nicht vollständig). Ch "markiert" wieder mehrmals. Beim O: Ch ist nur 30' am O, droht aber nachher immer wieder die oo vom O weg, begattet Sa 2x während O-Test. SP: Ch droht ganze Zeit gegen Spiegel. erste vollständige Kopulation Ch-Sa; begattet 8x in 120 Min.	
5.2.	alle zusammen					FU, O SP		s. oben; stattdessen: alle gegen Pa. Sa leicht verletzt. Ch ist jetzt unbestrittenes α -Tier.
7.2.								
12.2.						O	Sa "laust" Ch (erstmalig beobachtet). Beim O: Ch ist nicht mehr intolerant, stärker am O interessiert (Ch: 5'30", Ma: 4'20", Sa: 3'20", Bl: 0'45", Pa: 0'00"). Ch ist am O sehr starker Aufmerksamkeitsfokus.	Pa wird immer mehr zum "Prügelknaben" der Gruppe.

Tabelle X:
(Fortsetzung)

Datum	Sa	Bl	Ma	Pa	Ch	Tests	Beziehungsveränderungen, bes. Ereignisse etc.	Bemerkungen
18.2.	alle zusammen					FU	Ch muss zum Füttern abgetrennt werden, damit die anderen in Ruhe genug fressen können! Ch kopuliert mit Sa (in 120') 4x vollständig, 11x unvollständig	Ch scheint (noch) unfruchtbar zu sein: Sa hatte bis Ende 1976 keine Geburt.
21.2.						O	Ch beschäftigt sich 7"10" mit dem O, und ist dabei starker Aufmerksamkeitsfokus. Toleriert Explorieren der Anderen, wenn er nicht selbst am O ist.	
26.2. 26.3.						O	Ch "laust" Sa (erstmal beobachtet). Während 1 1/2 h liegt ein grosses Stück Sackjute im vorderen Verbindungstürchen des Käfigs, während das hintere Türchen geschlossen ist. Ch inspiziert als erster in der 5. Min., sitzt dann daneben, verhindert durch Drohen alle Annäherungsversuche der Juvenilen. Erst in 21. Min. toleriert Ch, dass Pa 1x (ohne Sack zu berühren) durchs Türchen klettert. In 31. Min.: Ch erstmals selbst durchs Türchen; darauf Sa und Ma 10x in 20 Min. durchs Türchen.	
3.5.				in E		FA	Ch zeigt erstmals Verteidigungsreaktion (heftige Angriffe) gegen Menschen, der Pa mit Händen fängt. (Letzter DR-Test mit negativem Resultat war am 16.4. durchgeführt worden: Bedrohen von Bl (allein in R), wobei Sa heftig "pyow" reagierte hatte.) Nach dem 3.5.: Reizschwelle für Verteidigungsreaktion von Ch deutlich gesenkt.	Ch hat alle Oeko-sozialverhalten von Leo reguliert! Gewicht Ch = 6,7 kg am 26.4. und 7,8 kg am 20.5.

In Tab. X sind auch Beobachtungen über Veränderungen des dyadischen und triadischen Sozialverhaltens aufgeführt, obwohl diese ja nicht zu unserem Thema im engeren Sinne gehören. Indem sie die Beziehungsdynamik dokumentieren, sind sie jedoch wichtig für die Frage, wie weit das neue Oekosozialverhalten von Chico an seine α -Position gebunden ist. Ausserdem zeigt das Protokoll der triadisch-sozialen Interaktionen von Chico-Samanga-Maja und Chico-Samanga-Pablo, wie Erwartungen die Regulation eines bestimmten - in diesem Fall: triadisch-sozialen - Interaktions-Grundmusters begünstigen können. Dieses Beispiel soll hier kurz besprochen werden, bevor wir uns dem Oekosozialverhalten des α -Männchens zuwenden.

Vor dem 12.12. waren sowohl Samanga (Sa) wie auch ihr Kind Maja (Ma) klar dominant über Chico (Ch), wobei die noch nicht 2-jährige Ma offensichtlich nur im "abhängigen Rang" dominant sein konnte, denn Ch war ihr körperlich in jeder Hinsicht überlegen. Nachdem Ch am 15./16.12. Sa mehrmals in der direkten Kampfbegegnung besiegt hatte, übertrug sich aber Sa's neue Unterlegenheit nicht einfach, als "abhängige Unterlegenheit", auf Ma. Damit ergab sich ein "unauflösbares Dreieck" (vgl. 17.12.) in den Rängen von Ch-Sa-Ma, indem Ch weiterhin jedesmal vor Ma flüchtete, wenn diese (durch "pfeifen" und "schreien" (vgl. S. 58), oder gar durch "Hetzgrunzen") an ihre Mutter um Unterstützung appellierte. Wenn nun gar Sa ins Hetzgrunzen einstimmt und Ch ebenfalls zu verfolgen begann, so steigerte sich dieser in eine panische Flucht (mit Ausbruchs- und Versteck-Versuchen), die nur durch kurze, plötzliche "Entlastungsangriffe" auf Sa unterbrochen wurde. Die Tatsache, dass Ch schon auf den blossen Appell von Ma hin und ohne direkte Bedrohung durch Sa, floh (besonders augenfällig am 21.12.), und dass er alle seine Angriffe nur gegen Sa richtete, weist darauf hin, dass Ch's frühere Erfahrung einer überlegenen Sa aus der Zeit in der sich der "abhängige Rang" von Ma entwickelt hatte, als Erwartung überdauert hatte und stärker war, als die Erfahrung seiner jetzigen Ueberlegenheit über Sa. Wie stark diese Erwartung war, zeigte sich besonders in den anschliessenden Kombinationen, als zuerst Ma (22.12.-27.1.), dann Sa (27.1.-3.2.) herausgefangen und im Einzelkäfig isoliert wurden.

Nachdem Ma weg war, begann Pablo, der vorher (und nachher) das ω -Tier der Gruppe war, mit Schreien auf Uebergriffe von Ch (vgl. 28./29.12.) zu reagieren, die er vorher hingenommen hatte, worauf Ch prompt flüchtete. Wahrscheinlich hatte Pa zuerst ohne Hetzabsicht geschrien - die ersten Fälle des Auftretens dieses Verhaltens hatte ich leider nur gehört -, und Ch hatte seine Erwartung gegenüber Ma nun auf Pa übertragen; darauf lernte Pa, dass er Ch so vertreiben konnte. Allerdings stabilisierte sich dieses Verhalten im Dreieck Pa-Ch-Sa nicht, sondern verschwand nach einigen Tagen wieder. Ich führe dies darauf zurück, dass Pa immer wieder von sich aus nach wenigen Angriffen auf Ch flüchtete und sich versteckte, als ob er "Angst vor dem eigenen Mut" bekäme. So konnte Ch recht bald erfahren, dass hier keine reale Bedrohung für ihn vorlag (zudem war ja Sa die ganze Zeit über im anderen Käfigteil abgetrennt). Pa

war offenbar beim "Hetzen" kein geeignetes "Ersatztier" für Ma. Immerhin zeigt diese Episode, wie im triadisch-sozialen Verhalten eine "eingefahrene" Erwartung eines Mitglieds dazu beitragen kann, dass das dazu passende Verhalten bei Ausfall durch ein anderes Mitglied übernommen, bzw. reguliert wird. (Im Oekosozialverhalten ist dies ebenfalls möglich, soweit es sich um Erwartungen von M_1 bezüglich der M_2 -Reaktion auf M_1 -Z handelt. Vgl. Kap. 4.2).

Ganz offensichtlich wurde schliesslich die Erwartung, die Ch's Verhalten zugrunde lag, als er mit Ma im Gruppenkäfig zusammengebracht wurde, während Sa im Einzelkäfig isoliert war (vgl. 27.1. ff.). Ch begann zwar bald Ma zu verfolgen, die sich anfangs ihm gegenüber sehr selbstsicher und geradezu provozierend verhielt; er wirkte dabei aber gehemmt und unterbrach immer wieder seine Aktivität, um in Richtung Einzelkäfig, zur unsichtbaren Sa, zu blicken und lauschen. Es dauerte über 5 Stunden (verteilt auf 4 Tage), bis Ch erstmals wagte, Ma ernsthaft anzugreifen und in die Enge zu treiben. Aber beim ersten appellierenden Rufen von Ma stoppte er wieder abrupt, offenbar in Erwartung eines Angriffs von Sa. Durch Beobachtung aller Perioden, in denen Ch so mit Ma zusammengespart war, dass sie ihm nicht gut entwischen konnte, erhielt ich eine Mindestzahl von Szenen bis zum Verschwinden dieser "Erwartungsreaktion" von Ch. Danach musste Ch mindestens fünfmal erfahren, dass auf einen Appell der bedrängten Ma hin Sa ihn nicht angriff, bevor er Ma zum erstenmal zu packen und zu beißen wagte; und erst nach der achten Erfahrung stoppte er seine Angriffe nicht mehr, wenn Ma appellierte. Dieses Resultat stimmt mit der allgemeinen Erfahrung der Lerntheoretiker überein, dass die Extinktion einer bedingten Aversion sehr lange dauert.

Damit wir nun die Veränderungen im Oekosozialverhalten von Chico richtig verstehen können, rekapituliere ich zuerst kurz die wichtigsten Besonderheiten im Oekosozialverhalten von Leo. Am auffälligsten sind sicher die bereits erwähnten (drei verschiedenen) "loud calls"; sie sind im allgemeinen bei oder nach Störungen und Bedrohungen der Gruppe von aussen zu hören, wobei jeder der drei Rufe eine etwas andere Bedeutung hat (s.unten). Als weitere typische Verhalten, ebenfalls bedeutsam v.a. gegenüber äusseren Störungen und Bedrohungen, sind zu nennen: Absonderungstendenz und Ausrichtung der Aufmerksamkeit auf die Aussergruppenumwelt; "Erstinspektion" und "Ueberwachen" (ev. Bewachen) von potentiell-gefährlichen, neuen Objekten (genauere Beschreibung unten, S. 132); Drohen gegen Spiegelbild ("fremdes Männchen"); Verteidigung von schreienden Jungtieren. Für "harmlose" unbekannte Objekte interessierte sich Leo nur

1

Psychologisch formuliert: einmal erworbene Ängste lassen sich nur schwer wieder ablegen, da die Angst oft gerade jene Erfahrungen verhindert, welche zu ihrer Ueberwindung nötig wären.

wenig (vgl. Kap. 5.3); wenn er aber einmal aktiv wurde, war er ein sehr starker Aufmerksamkeitsfokus für alle anderen Gruppenmitglieder. Beim Explorieren, wie auch am Futter, war er zudem intoleranter als die Anderen. In allen diesen Punkten unterschied sich Chico's Oekosozialverhalten deutlich von demjenigen Leo's, solange dieser noch in der Gruppe (bzw. im Zimmer) war. Soweit es sich dabei um graduelle Unterschiede handelt, sind diese quantitativ dokumentiert; aus Platzgründen verzichte ich hier aber auf die Darstellung dieser Daten im Einzelnen (vgl. auch Kap. 5.3.1).

Wie aus Tab. X ersichtlich ist, begann nun Chico nach dem 12.12. alle diese Oekosozialverhalten (mit einer Ausnahme) nach und nach zu zeigen - und damit ihren Ausfall nach dem "Verschwinden" von Leo zu ersetzen. Neben der Tatsache, dass diese Verhaltensregulation überhaupt so vollständig zustande kam, ist v.a. die zeitlich Abfolge des ersten Auftretens der verschiedenen Verhaltensweisen kommentierenswert. Da die Hemmwirkung, die offenbar vor dem 12.12. von der (akustischen) Präsenz von Leo ausgegangen war, ja nicht schrittweise, sondern mit einem Schlag weggefallen ist, muss man sich fragen, warum nicht alle neuen Oekosozialverhalten innerhalb weniger Tage aufgetreten sind. Eine sichere Antwort darauf kann sich aus einem ausführlichen dokumentierten Einzelfall¹ natürlich nicht ergeben, da verschiedene innere und äussere Ursachen bei der Auslösung des Verhaltens zusammenwirken. Eine plausible Erklärung für die Reihenfolge des Auftretens erhalten wir, wenn wir einerseits drei Hauptschritte nach fortschreitender Motivationsveränderung von Chico unterscheiden, und andererseits die unterschiedlichen Aussenbedingungen für die Variation innerhalb dieser Hauptphasen berücksichtigen.

Als ersten Schritt betrachte ich die Veränderungen in den Tagen nach Leo's Wegnahme aus dem Zimmer: Chico (Ch) beginnt Samanga anzugreifen und bekommt den "Stimmbruch". Nach dem "Stimmbruch" stehen für Ch eigentlich zwei der

1

Gautier (1975) hat insgesamt 8 heranwachsende Männchen von 5 westafrikanischen Meerkatzenarten in Gefangenschaft beobachtet. Seine Beschreibung beschränkt sich aber auf die Bedingungen des Auftretens der "loud calls" (vgl. auch Kap. 5.2.2).

"loud calls", nämlich "pyow" und "ka-train", zur Verfügung; bei diesen handelt es sich nämlich "nur" um *da*-Varianten von Vokalisationen, die auch bei den Weibchen und Juvenilen vorkommen (vgl. Gautier 1975), die also bei Ch auch schon vor dem 12.12., in der höheren Stimmlage, aufgetreten waren. Die Tatsache, dass Ch erst 3 Tage nach dem Stimmbruch erstmals "pyow"-Rufe ausstösst, lässt sich plausibel damit erklären, dass vorher genügend starke äussere Gefahrenreize (LT-Test, vgl. S. 121/2) gefehlt hatten. Weniger plausibel ist das für den "ka-train"-Ruf, der erst am 27.1. zum erstenmal registriert wird. Hier ist die Notwendigkeit einer vorausgegangenen Motivationsveränderung von Ch nicht auszuschliessen, da er vergleichbare äussere Reize (FA-Tests, S. 122/3) schon zweimal vorher erlebt hatte. (Auch vor dem 12.12. hatte Ch allerdings den entsprechenden "staccato"-Laut, in hoher Stimmlage, nur selten hören lassen.)

Nach den ersten Angriffen auf Sa ist aber Ch's Dominanz noch nicht etabliert, (vgl. 16.12. ff.), was sich besonders auch im "Zähnewetzen" von Ch manifestiert. Dieses sehr auffällige Verhalten lässt sich als Ausdruck gehemmter Aggression verstehen. Ch macht dabei laut knirschende, mahlende Kaubewegungen in einer gleichmässigen Frequenz von durchschnittlich 79 Bewegungen in 30 sec. (N=6) vor sich hin, während er zusammengekauert sitzt oder unruhig umhergeht, und immer wieder verstohlene Blicke auf Sa wirft. Dieses "Zähnewetzen" wird viel seltener (und Chico wirkt auch selbstsicherer), sobald Maja aus der Gruppe herausgefangen worden ist (vgl. 22./23.12., S. 123).

Damit scheint mir eine wichtige Motivationsveränderung bei Ch stattzufinden: er beginnt sich als α -Tier der momentan sichtbaren Gruppe zu fühlen, und die anschliessend auftretenden Oekosozialverhalten lassen sich so verstehen. (Dass Ch vorübergehend wieder, im "Hetzdreieck", von Pa gejagt wird (s. oben), steht damit nicht im Widerspruch). Am 22.12. tritt der "boom"-Ruf erstmals auf, für dessen richtige Ausführung, neben der tiefen Stimme eine besondere Kehlsack- und Kehlkopfausbildung nötig ist, die sich erst mit der Pubertät der Männchen entwickelt (vgl. Gautier 1971, wo dies für westafrikanische *Cercopithecus*-Affen nachgewiesen wird). In den folgenden Tagen äussert Ch das "boom" häufiger und zunehmend lauter, meist als Antwort auf eine Serie von Kontaktlauten der anderen Gruppenmitglieder. Andererseits reagiert er in solchen Situationen immer seltener mit eigenem Kontaktlaut (der jetzt als lautes "Bassbrummen" ertönt).

Am 23.12. droht Ch erstmals gegen sein Spiegelbild; er würde vermutlich jetzt im Freiland gegen ein fremdes Männchen das Feld nicht mehr kampfflos räumen. Diese Aggression gegen ein "fremdes Männchen" zeigt er also noch bevor er Sa begattet hat, aber nachdem er sich seiner momentanen Dominanz ziemlich sicher ist.

Ebenfalls mit der zunehmenden Selbstsicherheit von Ch lässt sich seine starke Aufmerksamkeitsorientierung nach aussen und seine Absonderungstendenz (im T2) am 22.1. erklären; offensichtlich muss er nicht mehr ständig potentielle Angreifer im Auge behalten. (Auch am 3./4.2., als die Gruppe wieder vollständig zusammen ist, wird dies wieder deutlich.) Bei der Beschäftigung mit einem unbekannten Objekt wirkt Ch jetzt als viel stärkerer Aufmerksamkeitsfokus als vor dem 12.12.; zudem verhält er sich interlant gegenüber anderen "Interes-

senten", sogar wenn er selbst sich nicht mehr mit dem Objekt abgibt, was früher (vor dem 12.12.) nie vorgekommen war. Während diese Intoleranz sich später (vgl. 12.1., 21.2. und Kap. 5.3.1, 2. Versuchsserie) wieder abschwächt, bei gleichzeitig wieder längerer Eigenbeschäftigung mit dem Objekt¹, nimmt seine Intoleranz am Futter noch zu, als die ganze Gruppe wieder zusammen lebt (vgl. 5.2., 18.2.). Da das Verhalten im O-Test vom 26.3. diesem trend entgegenläuft, vermute ich, dass Ch in diesem Fall das "unbekannte Objekt" (ein grosses Stück Jutesack) nach seiner "Inspektion" durch Beriechen, als "nicht harmlos" taxiert hatte, und deshalb bewachte. Er vertrieb in den ersten 21 Minuten alle neugierigen Gruppenmitglieder aus der Nähe des Sacktuches. Ein sehr ähnliches Verhalten hatte Leo, rund 1 1/2 Jahre früher, bei der Präsentation eines grossen gelben Plastiksackes gezeigt.

Als letzten Schritt in der Entwicklung von Ch's Oekosozialverhalten registrierte ich am 3.5. das erste Auftreten von Verteidigungsverhalten, wenn eines der Jungtiere bedroht wurde und appellierende Rufe hören liess. (Auf gleiche Appellrufe von Maja oder Pablo hatte Ch einige Monate vorher noch mit panischer Flucht reagiert!) Auch hier lässt sich nicht ganz ausschliessen, dass sehr starke Aussenreize bei Ch schon früher eine Verteidigungsreaktion ausgelöst hätten, denn tatsächlich war es in den Monaten vorher noch nie nötig gewesen, ein Tier (zum Umsetzen in den Einzelkäfig) von Hand zu fangen. Nach diesem Tag verteidigte Ch allerdings regelmässig in Situationen, wo er früher kein besonderes Verhalten gezeigt hatte. Er reagierte schliesslich sogar bei geringerem Anlass als Samanga. Auch durch maximale äussere Reize wäre die Verteidigungsreaktion von Ch wohl höchstens einige Wochen früher aufgetreten - immer noch deutlich später also, als alle anderen Oekosozialverhalten. Die beste Erklärung für diese "Verspätung" lässt sich von der Funktion her geben: ein neuetabliertes Männchen kann seine "inclusive fitness" am besten steigern, wenn es seine eigenen Jungen verteidigt (vgl. Kap. 5.2.2); solche sind aber frühestens 140 Tage nach seiner ersten Kopulation mit einem Gruppenweibchen zu erwarten. Chico war also noch weitaus "auf der sicheren Seite", wenn er die Verteidigungsreaktion erstmals 85 Tage nach der ersten (vollständigen) Kopulation mit Samanga zeigte. Auch das bereits erwähnte "Bewachen" eines potentiell-gefährlichen Objekts durch Ch kann in dieser Weise funktionell verstanden werden; es wäre dann mit der Verteidigung der Jungen zum "dritten Schritt" zu rechnen, was vom Datum her möglich scheint.

Die hier dargestellte vorläufige Erklärung der Entwicklung im Oekosozialverhalten von Chico (nach dem 12.12.) beruht auf der Annahme von drei zusammenwirkenden, aber trennbaren sozialen Einflüssen auf Chico's Motivation. Die (ev. nur akustische)

1

Dies ist der einzige Punkt, in dem Ch's Oekosozialverhalten nicht dem von Leo entspricht. Dieser Unterschied lässt sich mit dem noch jugendlichen Alter von Ch plausibel erklären.

"Präsenz" eines dominanten Männchens wirkt primär hemmend auf die "loud call" - Äusserungen und das damit verbundene Verhalten. Aber auch die direkte Anwesenheit anderer, nicht klar inferiorer Gruppenmitglieder hat soziale Auswirkungen; es scheint das "boom"-Rufen, das Exklusivverhalten gegen ein fremdes Männchen und die Aufmerksamkeitsorientierung nach aussen zu hemmen. Mit der vollständigen Etablierung der Dominanz wird das α -Tier auch zum stärksten Aufmerksamkeitsfokus der Gruppe, und es kann die anderen Gruppenmitglieder auch aus Distanz von einer Futterquelle oder einem "neuen Objekt" wegdrohen. Verteidigung von Jungtieren schliesslich - und möglicherweise auch das Fernhalten der Jungtiere von potentiellen Gefahrenquellen - scheint mehrfache vollständige Kopulationen mit einem Gruppenweibchen zur Voraussetzung zu haben.

Verhalten in Gefahrensituationen:

Ich schliesse diesen Abschnitt ab mit einer kurzen Darstellung von Verhaltensdifferenzierungen gegenüber (erkannten) Gefahren bei den anderen Gruppenmitgliedern. Die Beobachtungen dazu stammen v.a. aus Gruppentests mit über 30 verschiedenen potentiellen Gefahrenreizen (versch. Raubvögel, Feliden, Caniden und Schlangen im Bild, (Dia und Film), ausgestopft und z.T. lebend). Rund ein Dutzend dieser Reizsituationen lösten starke Reaktionen der Meerkatzen aus; dabei erwiesen sich (unbewegte) Raubvogelattrappen als unwirksam, während als Raubkatzenattrappe sogar ein (unbewegtes) Badetuch mit entfernt leopardenähnlichem Muster stark alarmierend wirkte. Die Gruppenreaktion auf starke Gefahrenreize ausserhalb des Käfigs war - mit Ausnahme der Reaktion auf eine lebende Schlange - immer etwa gleich: aus sicherer Distanz und Höhe, zusammengerückt, aber ohne regelmässige räumliche Differenzierung, liessen alle Tiere (ausser den Neugeborenen) die gellenden Warn- bzw. Alarmrufe hören - vergleichbar einem Schwarm "hassender" Vögel. Gegenüber der lebenden Schlange wurde weniger "gewarnt", aber Leo, und wenig stark auch Chico und Samanga, zeigte wiederholt Imponiersprünge, bei denen das Klettergerüst stark geschüttelt wurde; im Freiland hat dieses Verhalten vermutlich die Funktion, die Schlange vom Baum hinabzuschütteln.

Eine gewisse Verhaltensdifferenzierung unter den Weibchen und Juvenilen liess sich nur bei schwächeren Gefahrenreizen beobachten. Das periphere, tiefrangige

Weibchen Linda liess den Warnlaut oft als erstes und einziges Tier der Gruppe hören, und sie "warnte" auch meistens länger als die anderen. Linda's niedere Reizschwelle war wohl, wie ihre hohe Fluchtbereitschaft und allgemeine "Nervosität", durch ihre α -Position und den damit verbundenen Stress bedingt. Nach ihrem Tod zeigte kein anderes Gruppenmitglied diese Verhaltensbesonderheit. Den zweiten Warnlaut, ein leises Schnarren, richten oft die Mütter an ihre Kinder. Diese reagierten aber erst von einem bestimmten Alter an auf diese "mütterliche Warnung" mit "pfeifen" (vgl. S. 58) und schnellem Aufsuchen der Mutternähe: bei Maja beobachtete ich die Reaktion erstmals am 29. Lebenstag, bei Bambola am 34. Lebenstag. In den ersten Wochen war es meist die Mutter, welche bei Anzeichen von Gefahr sofort das Kind zu sich holte. Hingegen kam es gegenüber schwächeren Gefahrenreizen selten vor, dass eine Mutter ihr Junges, wenn es aktiv von ihr wegstrebte, längere Zeit zurückhielt.

5.2.2 Beobachtungen anderer Autoren und Diskussion

Aus meinen Beobachtungen an den Weisskehlmeerkatzen geht hervor, dass diejenigen Verhaltensbesonderheiten des α -Männchens, welche für andere Gruppenmitglieder eine Funktion haben könnten, fast ausschliesslich im Oekozozialverhalten gegenüber Bedrohungen und Gefahrensituationen auftreten. Nun umfasst dieser Verhaltensbereich eine ganze Reihe von Aspekten, die hier nicht alle diskutiert werden können. Ich beschränke mich deshalb auf Ergebnisse zum Verhalten einerseits gegenüber bereits lokalisierten Gefahren, die sich (noch) in sicherer Distanz befinden, und andererseits gegenüber direkten Bedrohungen "für Leib und Leben" von Gruppenmitgliedern, und konzentriere mich dabei v.a. auf das Verhalten der adulten Männchen.

Die Absonderungstendenz des α -Männchens der Weisskehlmeerkatzen führt im Feld wohl zu einer Position am Rande der Gruppe¹. Dies erhöht, zu-

1

Die vorliegenden Freilandstudien erwähnen dies nicht besonders, aber in Rudran's (1978) Daten über Distanzen und Gruppierungen der gesichteten Tiere lässt sich eine solche $\delta\alpha$ -Tendenz erkennen. Im Savannenwald in Kenya hat Hausfater (pers.Mitt.) adulte Männchen mehrere 100m vom Rest der Gruppe entfernt beobachtet.

sammen mit seiner Aufmerksamkeitsausrichtung nach "ausen", die Wahrscheinlichkeit, dass er Gefahren entdeckt, mit lautem Warnen (oder "Hassen") annähert und überwacht. Bei den westafrikanischen Weissnasenmeerkatzen, Cercopithecus nictitans, die in vielen Merkmalen Konvergenz zu C. mitis zeigen (Gautier 1975, Marler 1973), nutzen einheimische Jäger eine solche Tendenz der adulten Männchen, um diese abzuschliessen (Gautier 1971). Noch weiter spezialisiert ist dieses soziale Absondern und Gefahrenannähern des adulten Männchens beim "Verleiten" ("distraction display") der Patasaffen (Hall 1965) und ev. der Mentawai-Languren (Tilson and Tenaza 1976). In all diesen Fällen dient die Aussen-gerichtetheit des ~~α~~-Männchens auch der zweiten Funktion, der Wahrung der Gruppenintegrität (gegenüber Nachbargruppen und v.a. gegenüber wandernden Männchen, s. unten). Insbesondere bei den Meerkatzenarten dienen die verschiedenen "loud calls" der adulten Männchen der Lokalisierung und Distanzierung von Nachbargruppen untereinander, aber auch dem akustischen Zusammenfinden innerhalb der Gruppe, v.a. nach Störungen (im einzelnen bestehen dazu zwar noch z.T. widersprüchliche Beobachtungen, vgl. Aldrich-Blake 1970 und Rudran 1978; s. auch Gautier 1969, 1975, Marler 1973, Struhsaker 1970).

Auch bei verschiedenen Primatenarten mit mehreren adulten Männchen in der Gruppe ist beobachtet worden, dass solche "social vigilance"-Verhalten (Hall 1960) überproportional von (meist einem einzelnen) adulten Männchen ausgeführt wird (Freiland: Gartlan 1968, Hall 1960, Hamilton et al. 1975, Jolly 1972, Maxim and Buettner-Janusch 1963, Stoltz and Saayman 1970; Gefangenschaft: Bernstein 1964, 1966 a,b, Bramblett 1973). Dabei muss das adulte Männchen die Gefahr nicht selbst entdecken; meist warnt zuerst ein (juveniles oder subadultes) peripheres Tier, und das Männchen eilt herbei und setzt sich an eine Ausgucksstelle in der Nähe der lokalisierten Gefahrenquelle. Wie die detaillierte Studie von Hall (1960) an Bärenpavianen zeigt, spielen dabei offenbar kurzfristige Hemmungen eine Rolle, denn Juvenile oder adulte Weibchen zeigen "social vigilance" fast nur, wenn keines der grossen Männchen "auf Ausguck" sitzt. Hall betont aber, dass es eine unzulässige Vermenschlichung wäre, hier von organisiertem "Wacheschieben" zu sprechen. Neben diesem Ueberwachen ist bei Pavianen auch ein "Wegdrohen" von neugierigen Juvenilen von einer Gefahrenstelle (Falle) durch adulte Männchen beobachtet worden (Maxim and Buettner-

Janusch 1963). Da mir keine weiteren Berichte über solches Verhalten bekannt sind, bleibt die Bedeutung meiner diesbezüglichen Beobachtungen bei den Weisskehlmeerkatzen (S. 132) unklar.

Wie in der Ueberwachung von Gefahrenquellen, so spielen auch bei der Verteidigung gegen direkte Bedrohung von Gruppenmitgliedern die adulten Männchen bei den meisten untersuchten Primatenarten eine wichtige Rolle (z.B. Bernstein 1964, 1966 a,b, 1976, Bramblett 1973, Busse 1977, Rowell 1974a, Struhsaker and Gartlan 1970). Diese Verteidigungsreaktion ist jedoch kein Exklusivverhalten des α -Männchens; vielmehr scheint es so zu sein, dass dieses erst bei besonders starken Bedrohungen auftritt, während Mütter ihre Kinder (und, soweit möglich, auch umgekehrt) schon bei geringeren Gefahren (und insbesondere auch in Innergruppenkonflikten) verteidigen und beschützen.

Zwischen Meerkatzen und Pavianen/Makaken scheint dabei (innerhalb der Familie Cercopithecidae) ein wichtiger Unterschied zu bestehen im Spektrum der Situationen, in denen das α -Männchen zugunsten eines appellierend-schreienden Tieres (v.a. Jungtieres) interveniert (= "policing" oder "control behavior"). Bei den Weisskehlmeerkatzen beobachtete ich auch bei den ärgsten Jagereien und Beissereien keine Intervention des α -Männchens, während das ranghöhere Weibchen regelmässig und schon bei weniger intensiven Apellen, zugunsten ihrer Kinder eingriff. Das adulte Männchen zeigte also Verteidigungsverhalten nur im oekosozialen Kontext, nicht aber im triadisch-sozialen. Gleiche Ergebnisse erhielten auch Rowell (1971) und Bramblett (1973) an Gefangenschaftsgruppen von *Cercopithecus mitis albogularis* und *C. aethiops*. In Pavian- und Makakengruppen hingegen werden Auseinandersetzungen bei denen ein Tier schreit regelmässig durch ranghöhere Tiere, meist durch das α -Männchen beendet (Bernstein 1964, 1966 b, Rowell 1966). Ich vermute, dass es sich dabei um Unterschiede in der Reizschwelle gegenüber den Apellrufen des bedrohten Tiers handelt; bei den Weisskehlmeerkatzen reagierten nämlich die α -Männchen Leo und Chico je einmal, in einer Ausnahmesituation, auch ohne direkte äussere Bedrohung mit Verteidigungsverhalten. Beide Male entstand die Aufregung, weil eine Mutter, durch eine plötzliche Störung von aussen erschreckt, ihr Kind durch das Gitter (bzw. durch eine Spalte der Zwischenwand) an sich nehmen wollte. Da dies nicht gelang, und das Kind dabei zu schreien begann, wurde die Mutter immer nervöser und zerrte noch stärker, obwohl die äussere Störung jetzt schon vorbei war. In dieser "Eskalation" schrie das Junge immer verzweifelter, bis plötzlich das adulte Männchen die Mutter zu attackieren begann, was dem Kind schliesslich die Möglichkeit gab, sich zu befreien.

Zur Regulation dieser Oekosozialverhalten des α -Männchens gibt es nur wenige direkte Beobachtungen. Gut belegt ist jedoch die Tatsache, dass in Gruppen

verschiedener Meerkatzenarten, sowohl in Gefangenschaft wie im Freiland, manchmal weitere, altersmässig adulte Männchen neben dem α -Männchen leben, die aber das typische Verhalten (insb. "loud call" - Rufen) nicht zeigen (Bourlière et al. 1970, Bramblett 1973, Gautier 1971, 1975). Gautier spricht deshalb von "Status-Einmann-Gruppen" (Groupes uni-mâle de "statut") bei den Meerkatzen; auch der Begriff "funktionelle Einmann-Gruppen" scheint mir treffend. Die soziale Hemmung dieser inferioren Männchen kann sogar das körperliche Wachstum und die Ausbildung des Adultfelles beeinträchtigen (Gautier 1975, Dobroruka 1966 zitiert in Kingdon 1971). Im Freiland ist jedoch vermutlich das Verbleiben eines jungen Männchens in seiner Geburtsgruppe über die Geschlechtsreife hinaus nicht die Regel. Erhöhte Aggressivität der α -Männchen gegen subadulte Männchen und deren Vertreibung an die Peripherie des "home-range" sind jedenfalls bei zwei Arten direkt beobachtet worden (Hunkeler et al. 1972, Rudran 1978). Solche vertriebenen, jungadulten Männchen können einzeln oder in Grüppchen umherwandern, und es liegen auch Berichte vor über Angriffe auf bestehende Einmann-Gruppen und die Uebernahme der α -Position durch ein zugewandertes Männchen (Rudran 1978, Struhsaker 1977). Für die α -Position in den funktionellen Einmann-Gruppen vieler Cercopithecusarten liegt also offenbar ein klares Regulationssystem vor: durch den "Nachfragedruck" gehemmter, inferiorer Gruppenmännchen oder wandernder Aussengruppenmännchen wird jeder Ausfall eines α -Männchens in kürzester Zeit ersetzt (zum Ablauf der Neuetablierung eines α -Männchens siehe auch Kap. 5.5).

Wieweit dabei auch alle Besonderheiten im Oekosozialverhalten reguliert werden, die ich bei den Weisskehlmeerkatzen beobachtet habe, ist vorläufig nicht mit Sicherheit zu sagen. Direkt beobachtet wurde Regulation bisher nur für die "loud calls" (Gautier 1971, 1975, Hunkeler et al. 1972), aber es scheint plausibel, diese auch für die "social vigilance", das Verteidigen der Jungtiere und die Intoleranz gegen fremde Männchen anzunehmen. Die Funktion lässt hier wohl keine grosse Variation zu. Die Intoleranz beim Fressen und Explorieren, die allgemeine Explorationstendenz und die Absonderungstendenz könnten eine stärkere individuelle Variation aufweisen. So war das α -Männchen in einer von Rowell (1971) untersuchten Gefangenschaftsgruppe von Cercopithecus (mitis) albogularis viel stärker sozial integriert als Leo und Chico, und in meiner

Gruppe zeigte Chico als α -Männchen eine viel stärkere Explorationstendenz als Leo (vgl. Kap. 5.3.1). Schliesslich dokumentieren vereinzelte Beobachtungen von Meerkatzen- und Makaken-Gruppen ohne adulte Männchen (Bramblett 1973, Estrada and Estrada 1976), dass "social vigilance" - und Verteidigungsverhalten auch von adulten Weibchen übernommen werden können. Diese Beobachtungen stammen jedoch aus Gefangenschafts- oder kontrollierten "Halbfreiland"-Bedingungen, und es ist fraglich, ob solche Gruppen im natürlichen Lebensraum lange existieren würden.

Bisher sind in dieser Diskussion die Fragen zum Ablauf des Regulationsprozesses im einzelnen, wie sie im Kap. 5.1.1 aufgeworfen wurden, nicht berücksichtigt worden. Insbesondere wurde nicht diskutiert, wieweit in der "Auswahl" des Ersatztieres neben den direkten Positionsanwärtern auch weitere Gruppenmitglieder einen bestimmten Einfluss ausüben. Diese Fragen werde ich für alle Verhaltensbereiche gemeinsam im letzten Abschnitt dieses Kapitels (5.5) besprechen. Das vorliegende empirische Material ist so spärlich, dass sich eine Einzeldiskussion für jeden Verhaltensbereich nicht lohnt.

5.3 Oekosozialverhalten gegenüber unbekannten Objekten ("novel objects")

5.3.1 Eigene Beobachtungen

In den Pilotversuchen zur Differenzierung des Oekosozialverhaltens in verschiedenen Umweltsituationen hatte sich gezeigt, dass sich Chico jeweils als erster und am ausdauerndsten von allen Gruppenmitgliedern mit einem "unbekannten Objekt" beschäftigte (wenn es weder für ihn noch für die Adulten potentiell gefährlich war). Samanga, ranghöher als Chico, interessierte sich jeweils auch sehr für dieses "unbekannte Objekt", schien aber durch Chico's Aktivität beim Explorieren gehemmt zu sein. Hier lag also ein mögliches Regulationssystem vor. Ich untersuchte deshalb die Regulation in diesem Aktivitätsbereich experimentell, indem ich in einer Serie von Explorationstest die Reaktion der übrigen Gruppenmitglieder bei Anwesenheit oder Abwesenheit von Chico verglich (Methode 2 a nach Kap. 5.1.3). Rund anderthalb Jahre später, nachdem sich Chico als

neues α -Tier der Gruppe etabliert hatte (vgl. Kap. 5.2), ergab sich die Möglichkeit die Regulation in diesem Aktivitätsbereich mit einer zweiten Methode (Methode 2 c nach Kap. 5.1.3) zu untersuchen. Chico, jetzt 5 - 5 1/2 Jahre alt, interessierte sich immer noch stark für "unbekannte Objekte", daneben explorierten die 2 1/2 -, bzw. 2-jährigen Kinder Maja und Pablo am andauerndsten. Durch die Ueberführung der Gruppe aus dem Zimmerkäfig an der Universität Zürich in einen Kleinzoo in Gossau/SG (vgl. Kap. 4.3) war nun zu erwarten, dass besonders die Aufmerksamkeit von Chico stärker auf die Umwelt ausserhalb des Käfigs gerichtet sein würde als vorher (S. 103). Wieder liess sich untersuchen, wieweit ein allfälliger Ausfall oder Rückgang des Explorierens von Chico -jetzt in einer anderen Position - durch andere Gruppenmitglieder, in diesem Fall besonders durch die älteren Kinder, ausgeglichen würde. Im Folgenden werden diese beiden Versuchsserien mit ihren Ergebnissen kurz dargestellt. Das Bild der Differenzierung und Regulation des Verhaltens gegenüber unbekannten Objekten, welches sich daraus ergibt, wird anschliessend mit den Ergebnissen anderer Autoren verglichen.

1. Versuchsserie:

Fragestellung und Methode:

Mit dieser Versuchsserie untersuchte ich die Frage, ob und wie der Ausfall von Chico's Explorationsverhalten durch höherrangige Gruppenmitglieder reguliert würde. Aufgrund der Anzeichen von Gehemmtheit in den Pilotversuchen erwartete ich, dass Samanga und eventuell auch Leo ihre Beschäftigung mit einem unbekannten Objekt mittlerer Grösse beim Fehlen des "Haupt-Erkundertieres" ausgleichend verstärken würden. Maja, zu Versuchsbeginn rund 4 Monate (17 Wochen) alt, kam als regelmässiges "Erkundertier" nicht in Frage; noch viel weniger Pablo (mit 5 Wochen). Auch von Linda war ein häufiges "Erkunden" nicht zu erwarten, da sie durch die Nähe von Samanga und Leo zu sehr gestört war.

Die Versuche führte ich in zwei Blöcken à je 8 Test-Paaren, getrennt durch eine 17-tägige testfreie Periode, im Juni und Juli 1973 durch. Chico, damals rund 3 1/2 Jahre alt, wurde während eines Testblocks abwechselnd einen Tag bei der Gruppe gelassen und einen Tag von der Gruppe getrennt, in einem Einzelkäfig, nur mit akustischem Kontakt zur Gruppe, gehalten (das Umsetzen erfolgte jeweils abends 18 h, nach allen Tests und Protokollen und nach der Fütterung). Als Testobjekt dienten bemalte Holzklötze von 15 x 8 x 8 cm Grösse. Um einerseits vergleichbare Bedingungen bei den Tests mit und ohne Chico zu haben, anderseits aber den Einfluss der Gewöhnung möglichst gering zu halten, wurde für jedes Testpaar (mit Chico - ohne Chico) ein anderes Testobjekt verwendet. Variiert wurden dabei aber, wegen der Vergleichbarkeit der verschiedenen Testpaare, nur die Farbe des Klotzes sowie Anzahl, Grösse und Verteilung der darin angebrach-

ten Bohrlöcher. Innerhalb der Testpaare wurde der Gewöhnungseffekt balanciert, indem bei der einen Hälfte zuerst ohne Chico getestet wurde, bei der anderen Hälfte zuerst mit Chico. Pro Tag wurden zwei Tests, jeweils um 11.30 h und um 16 h, durchgeführt, was zusätzlich eine spezifischen Gewöhnung entgegenwirken sollte. Eine generelle Gewöhnung an neue Objekte eines solchen Holzklötztyps dieser Grösse liess sich aber natürlich nicht vermeiden; ihr Einfluss wurde durch varianzanalytische Auswertung erfasst.

Zu Beginn des einzelnen Tests wurde das Testobjekt im linken Käfigabteil auf den Gitterboden gelegt, während sich alle Tiere (bei offenen Schiebern) im rechten Abteil aufhielten. Dann wurden während einer Testperiode von 15 Minuten folgende Masse aufgenommen: Reihenfolge und Zeitpunkt des ersten Berührens oder Beriechens des Testobjektes (0); Dauer der Beschäftigung (beriechen, berühren und halten, manipulieren, belecken, beknabbern) mit dem 0; Gesamtdauer und Dauer der einzelnen "bouts"; Gesamtdauer der gemeinsamen Beschäftigung mit dem 0 mit einem (oder selten zwei) anderen Tier(en) zusammen; Gesamtdauer, da jedes Tier im gleichen Käfigabteil wie das momentane "Erkunder-Tier sass und diesem bei der Beschäftigung mit dem 0 zuschaute; Häufigkeit aller aggressiven und aller nicht-aggressiven Interaktionen des Wegdrängens von 0 oder des Behauptens des 0-"Besitzes"; Anzahl Wechsel des 0 von einem Tier zu einem anderen. Anschliessend wurde das Testobjekt wieder aus dem Käfig herausgenommen; während dieser Versuchsserie befanden sich jedoch ständig einige vertraute Holz- und Plastikgegenstände als "Spielsachen" im Käfig. Vor und nach jedem Explorations-Test des ersten Blocks wurden während 15 Minuten die sozialen Interaktionen der Gruppenmitglieder protokolliert, um allfällige, für die Interpretation der Tests relevante Beziehungsveränderungen zu dokumentieren. Da sich keine solchen Veränderungen feststellen liessen, lasse ich diese Resultate hier weg, ebenso wie die Resultate einer parallel durchgeführten Dokumentation der Veränderung der Mutter-Kind-Beziehung von Linda und Pablo, in Abhängigkeit von der An- und Abwesenheit von Chico (vgl. Müri 1974).

Zeitschätzung:

Da es für einen einzelnen Beobachter nicht möglich war, die Beschäftigungsdauer aller Gruppenmitglieder genau zu stoppen, wurde die Zeitdauer einheitlich für alle Tiere mit 15"-Intervallen erfasst. Um die Schätzungsgenauigkeit dieser Methode zu ermitteln, stoppte ich während dem zweiten Versuchsblock jeweils für einzelne Mitglieder genaue Werte der gesamten Beschäftigungsdauer. Der Vergleich dieser insgesamt 47 Stoppuhrwerte für die Gesamtdauer, bzw. 83 Stoppuhrwerte für "bouts" von 2" bis 770" Länge, zeigte, dass man die genaueste Schätzung erhält, wenn alle "angebrochenen" 15"-Intervalle ("bout"-Anfang und -Ende, Ein-Intervall-"bouts") halb gezählt werden. Die durchschnittliche Abweichung der beiden Werte voneinander beträgt dann nur 3,0 Sekunden für Ein-Intervall-"bouts" ($N = 22$) und 3,9 Sekunden für Gesamtdauerwerte unter 2 Minuten ($N = 12$, $S_R = 0,7$), bzw. 8,8 Sekunden für Gesamtdauerwerte über 2 Minuten ($N = 35$, $S_R = 1,5$). Für die Paardifferenzen-Teste (s. unten) zählte ich deshalb zwei Gesamtdauerwerte nur dann als unterschiedlich, wenn sie mindestens 11" (für Werte unter 2'), bzw. 24" (für Werte über 2') auseinanderlagen.

Resultate:

Dauer der Beschäftigung mit dem 0: In Tabelle XI ist aufgeführt, wie lange sich jedes Tier in jedem der 32 Tests mit dem Testobjekt insgesamt beschäftigte

Tabelle XI:

Gesamtdauer der Beschäftigung mit dem Testobjekt (O) für jedes Mitglied (M) der Meerkatzengruppe¹ (vordere Zahl), Gesamtdauer des (wartenden) Beobachtens eines anderen Tieres am O (hintere Zahl), sowie Gesamtdauer, da kein Tier sich mit dem O beschäftigte. Resultate von 32 Explorations- und 15 Min. (= 900 sec.), die paarweise zur Hälfte in Anwesenheit von Chico bei der Gruppe, zur Hälfte bei Abwesenheit von Chico durchgeführt wurden; zwei zeitliche Blöcke Ch I und Ch II à je 8 Versuchspaare (vgl. Text). Die Zeit wurde nach 15 sec.-Intervallen geschätzt (zur Schätzgenauigkeit siehe S. 140); die Sekundenwerte sind auf die nächsten 5 Sekunden gerundet.

Test	Chico in der Gruppe anwesend						Chico abwesend						Kein M am O	
	Linda	Leo	Samanga	Chico	Maja	Kein M am O	Linda	Leo	Samanga	Chico	Maja	Kein M am O		
Ch I	A	00 00	35 315	520 50	220 345	00 105	130	25 180	00 00	270 00	00 210	615		
	B	00 05	00 00	155 45	695 65	00 20	85	00 65	05 30	125 45	00 110	770		
	C	00 75	00 00	120 105	640 30	15 225	155	00 90	00 30	225 05	05 285	605		
	D	00 00	05 35	240 20	425 255	10 180	250	05 20	15 00	135 35	00 120	735		
	E	00 30	00 20	525 20	395 285	05 180	15	05 125	185 75	405 90	00 140	335		
	F	00 30	70 170	500 30	185 350	05 75	185	00 35	00 05	295 15	00 20	600		
	G	00 15	00 60	430 30	545 210	00 105	30	05 60	35 15	210 15	00 00	650		
	H	00 00	10 20	570 20	310 330	05 05	45	00 35	180 100	630 75	00 20	95		
Ch II	A	00 15	15 80	470 00	275 210	40 100	130	00 135	85 65	480 60	30 130	335		
	B	00 20	15 15	375 00	500 225	35 120	40	15 75	145 165	145 45	05 135	425		
	C	00 05	00 30	90 15	780 65	15 50	55	05 60	225 25	580 00	35 150	80		
	D	00 05	360 20	120 60	275 165	00 00	155	00 60	310 35	240 185	00 125	340		
	E	00 00	255 50	210 60	365 65	175 35	110	00 375	90 200	30 30	285 35	180		
	F	00 05	475 15	160 15	220 255	150 90	55	15 75	75 05	665 25	120 75	130		
	G	00 45	235 105	550 30	30 105	100 135	120	25 50	00 00	315 05	150 50	545		
	H	05 15	05 75	510 05	305 180	220 75	95	00 60	455 60	160 45	75 35	260		

1

Pablo, der in der Versuchsperiode 5-10 Wochen alt war, wird hier nicht berücksichtigt, da er sich (teils von sich aus, teils wegen seiner Mutter Linda) nie mit dem Testobjekt beschäftigte.

und wie lange sich keines der Gruppenmitglieder mit dem 0 beschäftigte (wegen gemeinsamer Exploration der Tiere ist das ja nicht einfach die Restzeit). Diese Gesamtdauerwerte werden auf zwei Arten verglichen, (wobei jede dieser Auswertungen sowohl für jeden Block einzeln, wie auch für beide Blöcke zusammen durchgeführt wurde). Einerseits wurden innerhalb aller Testpaare die Bedingungen "mit Chico" und "ohne Chico" mit dem Wilcoxon-Test für Paardifferenzen verglichen; dabei wurden Einflüsse der zeitlichen Abfolge, da balanciert, nicht gesondert ausgewertet. Andererseits wurden alle Tests "mit Chico" mit allen Tests "ohne Chico" verglichen, und dieser "Chico-Faktor" wurde varianzanalytisch dem "Zeit-Faktor" (mit 4 Niveaus) gegenübergestellt. Mit dem zweiten Faktor wurde ein längerfristiger Zeiteinfluss auf die Explorationsdauer untersucht, sei es durch eine generelle Gewöhnung an den Testobjekt-Typ oder durch eine generelle soziale Anregung oder Angst-Verminderung gegenüber dem Testobjekt-typ. (Die vier Niveaus des "Zeit-Faktors" erhielt ich durch Halbieren der beiden Versuchsblöcke; das ergab pro Zelle je 4 Replikate bei insgesamt 2×4 Zellen in der ANOVA-Matrix). Da ich mit beiden Auswertungen im Prinzip dieselben Resultate erhielt, bespreche ich hier beide zusammen; Ergebnisse aus einem einzelnen Versuchsblock erwähne ich nur, wo sie dem Gesamttrend widersprechen oder ihn deutlich verstärkt zeigen.

Die Gesamtzeit, in der sich kein Tier der Gruppe mit dem Testobjekt beschäftigte, war bei Abwesenheit von Chico hochsignifikant länger als bei seiner Anwesenheit (Paardifferenzen-Test (PDT): $N = 16$, $T = 0$, $p < 0,01$; Varianzanalyse (VA): $F_{1,24} = 43,9$, $p < 0,01$). Damit ist zwar nachgewiesen, dass die Gruppe die ausgefallene Explorationszeit von Chico nicht regulierend "übernimmt". Trotzdem wäre es möglich, dass ein einzelnes Gruppenmitglied, gemeinsam mit anderen oder auf (Zeit-)Kosten von anderen, seine Explorationszeit oder seine "Interessezeit"¹ bei Abwesenheit von Chico signifikant verlängert.

Die vergleichende Auswertung der Daten für jedes einzelne Gruppenmitglied (vgl. Tab. XI) ergibt, dass dies nur bei Linda der Fall war. Das rangtiefste Adulttier zeigte eine zwar geringe, aber doch signifikante Zunahme ihrer Beschäftigung mit dem 0 (PDT: $N=9$, $T=5$, $p < 0,05$; VA: $F_{1,24} = 6,34$, $p < 0,05$), wenn Chico nicht bei der Gruppe war. Dieselbe Tendenz wird noch stärker sichtbar beim Vergleich der "Wartezeiten" von Linda, also der Gesamtdauer, da sie das momentane "Erkundertier" (im gleichen Käfigabteil wie dieses sitzend) bei seiner Beschäftigung mit dem 0 beobachtete (PDT: $N=13$, $T=0$, $p < 0,01$; VA: $F_{1,24} = 17,3$, $p < 0,01$). (Damit lässt sich natürlich auch für die "Interessezeit", die Summe der beiden obigen Werte, ein hochsignifikanter Chico-Einfluss nachweisen). Diese Unterschiede können eindeutig auf die hemmende Wirkung der Dominanz von Chico über Linda zurückgeführt werden; die alte Linda war ein "beliebtes" Ziel spielerischer und ernsthafter Angriffe des quirligen, halbwüchsigen Chico, und sie wich ihm deshalb, auch in der Testsituation, soweit wie möglich aus. Bei den drei anderen Tieren ergaben sich keine signifikanten Unterschiede dieser Zeitwerte bei An- oder Abwesenheit von Chico. Auch für die durchschnittliche "bout"-Länge der Beschäftigung mit dem 0 und den Zeitpunkt der ersten

1

Als "Interessezeit" bezeichne ich die Summe aus Gesamtdauer der eigenen Beschäftigung mit dem 0 ("Explorationszeit") plus Gesamtdauer des beobachtenden Interesses an der Beschäftigung anderer Tiere mit dem 0 ("Wartezeit").

Beschäftigung mit dem 0 lässt sich kein signifikanter Chico-Einfluss feststellen. Damit lässt sich als Hauptresultat festhalten, dass beim gemeinsamen Erkunden eines Testobjekts keine starken sozialen Hemmungen vom aktivsten Tier auf ranghöhere Tiere wirken, da weder bei Samanga noch bei Leo durch die (kurzfri-stige) Abwesenheit Chicos ein Verhalten auftrat, das sich durch ein Wegfallen solcher Hemmungen erklären liesse. Durch den Beizug der weiteren im Test erfassten Verhaltensmasse (S. 140) lässt sich aber noch ein etwas ausführlicheres Bild der Differenzierungsmechanismen gewinnen. Ich bespreche dazu kurz Samanga (im Vergleich mit Chico), Maja und Leo einzeln, und erwähne dabei soweit wie nötig die Resultate dieser weiteren Masse, ohne aber die Originaldaten im einzelnen darzustellen.

Samanga - Chico:

Entgegen meiner ursprünglichen Erwartung erwies sich Samanga in der Testserie als nicht von Chico gehemmt. Es gab sogar einige Hinweise, dass sie durch Chico eher angeregt wurde: für die Gesamtzeit der Beschäftigung mit dem 0 ergab sich im Testblock Ch I ein fast signifikanter Trend (PDT: $N=8$, $T=5,5$, $p=0,06$) in diese Richtung, der aber in den kombinierten Resultaten beider Test-blocks abgeschwächt war (PDT: $N=14$, $T=40$, $p>0,1$). Zudem lässt sich knapp signifikant belegen (PDT: $N=8$, $T=5$, $p_{\alpha}=0,05$), dass Samanga in Abwesenheit von Chico länger zuwartete, bis sie sich erstmals mit dem 0 beschäftigte, dass sie also offenbar durch Chico's Beschäftigung mit dem 0 angeregt wurde. Da Samanga sich in den 16 Versuchen ohne Chico 13 mal als erste mit dem 0 beschäftigte, konnten sie auch nicht andere Gruppenmitglieder in der Art und Weise von Chico Samanga anregen. Chico beschäftigte sich nämlich in allen 16 Versuchen, wo er bei der Gruppe war, als erster - und zwar gerade im ersten oder zweiten 15"-Intervall - mit dem 0, während Samanga in 13 dieser 16 Versuche als zweites Tier der Gruppe zu 0 kam; und das 0 jeweils (mit zwei Ausnahmen) direkt von Chico "übernahm". Solche Wechsel des 0 von Chico zu Samanga (oder umgekehrt) verliefen meist ohne Aggression: während 16 Fünfzehnminuten-Tests registrierte ich insgesamt 45 0-Wechsel zwischen Chico und Samanga, und dabei war nur 8 mal Droh- oder Aggressionsverhalten zu beobachten. (Chico war übrigens an 79 % aller 0-Wechsel beteiligt und in seiner Abwesenheit sank die Gesamtzahl der 0-Wechsel von 80 auf 30 herab). Chico überliess zwar der ranghöheren Samanga das 0, wenn sie herankam, er versuchte sie dann aber immer wieder zu stören und abzulenken, und ihr bei günstiger Gelegenheit das 0 wegzuschlagen. Wenn Samanga das 0 dabei auf den Boden herabfiel, überliess sie es meistens Chico, der sofort hinrannte. Samanga tolerierte im allgemeinen auch, dass Chico ihr von nahe zuschaute, wenn sie sich mit dem 0 beschäftigte, und dass er das 0 kurz berührte oder beroh; manchmal durfte er das 0 sogar etwas manipulieren, lecken oder beißen mit Samanga zusammen. Dass Chico's Beschäftigung mit dem 0 durch Samangas Dominanz gehemmt war, lässt sich auch dadurch belegen, dass Chico sich nicht signifikant länger mit dem 0 beschäftigte als Samanga (PDT: $N=16$, $T=53$, $p>0,1$), dass aber seine "Interessezeit" (s. Anm. S. 142) diejenige von Samanga hochsignifikant überstieg (PDT: $N=16$, $T=4,5$, $p_{\alpha}<0,01$), und dass, damit verbunden, auch der Prozent-Anteil der "Wartezeit" an der "Interessezeit" bei Chico hochsignifikant grösser war als bei Samanga ($N=16$, $T=16$, $p_{2\alpha}<0,01$).

Maja:

Während ihr Verhalten gegenüber dem 0 durch die An- oder Abwesenheit nicht signifikant beeinflusst wurde, zeigt sich in der Gesamtdauer, da sie sich mit

dem O beschäftigte, ein klarer Zeiteffekt: sie explorierte mit Fortschreiten der Versuchsserie immer länger ($VA:F_{3,24} = 40,4$, $P < 0,01$). Die qualitativen Beobachtungen zeigen, dass dieses Ergebnis darauf zurückzuführen ist, dass Maja durch das wiederholte, ausgedehnte Beobachten von Chico und Samanga bei der Beschäftigung mit dem O nach und nach ihre Angst vor dem O verlor. Während dem ganzen Ch I-Testblock beschäftigte Maja sich immer nur gemeinsam mit Samanga (oder mit Chico) mit dem O, dabei wurde sie von diesen vollständig toleriert. Erst im Verlauf des Ch II-Testblocks wagte sie sich auch allein zu O. Sie wurde nun immer frecher und versuchte schliesslich sogar Ch vom O wegzudrängen; dabei setzte sie dieselbe besondere Technik des Rückwärtsstossens mit den Beinen ein, wie ihre Mutter Samanga (in diesem und in anderen Kontexten).

Leo:

Auch beim adulten Männchen lässt sich eine Zunahme der "Explorationszeit" im Verlauf der Versuchsserie nachweisen ($VA:F_{3,24} = 4,63$, $p < 0,05$). Leo's Verhalten ist aber schwieriger zu interpretieren. Wenn alle quantitativen und qualitativen Ergebnisse zusammengenommen werden, bleiben zwei Erklärungsmöglichkeiten für Leo's Oekosozialverhalten in der Testsituation. Entweder wird er durch das Explorieren der anderen Tiere (v.a. Samanga und Chico) zwar angeregt, aber diese Wirkung ist nur schwach - dafür spricht die grössere Zahl von Einzelergebnissen - oder er wird zwar auch sozial angeregt, ist aber gleichzeitig durch das Explorieren der anderen in seiner Aktivität gehemmt. Sechs Befunde sprechen für die erste Möglichkeit (und z.T. auch gegen die zweite): die starke Streuung sowohl der "Explorierzeiten" wie der "Wartezeiten" (vgl. Tab. XI) kann besser durch Motivationsschwankungen als durch Schwankungen einer "Hemmung" erklärt werden; Leo beschäftigte sich 3 mal als zweites Gruppenmitglied (nach Chico) und 2 mal (ohne Chico) als erstes Mitglied mit dem O, was gegen eine Hemmung spricht; während gehemmte (inferiore) Tiere (Ch gegenüber Sa am O, Sa und Ch gegenüber Le am O) sich z.T. mit einem Ersatzobjekt ("Spielzeug") des Käfiginventars beschäftigten, wenn ein anderes Tier beim Testobjekt sass, holte sich Leo mehrmals ein solches "Spielzeug", nachdem er selbst sich gerade kurz mit dem Testobjekt beschäftigt hatte; beim wartenden Zuschauen wie ein anderes Tier sich mit dem O beschäftigte, zeigte Leo wenig Konfliktverhalten (kratzen, gähnen, schütteln, aus dem Fenster schauen, Angriff auf Dritten), wie es für inferiore, gehemmte Tiere typisch war; Leo wirkte oft eher unschlüssig und leicht ablenkbar, also nicht stark motiviert in dieser Situation; auch wenn er sich mit dem O dann selbst beschäftigte, wirkte sein Verhalten meist unkonzentriert und "lustlos". Der oben erwähnte Zeitrend einer Zunahme der "Explorationszeiten" könnte sowohl als Steigerung oder Kumulierung der sozialen Anregungswirkung (im Sinne einer Umstimmung), als auch als abnehmende Hemmung (oder sogar als dritter Faktor) erklärt werden. Für eine (schwache) Hemmung von Leo's Explorieraktivität durch ein vor ihm explorierendes Tier sprechen am ehesten folgende zwei Beobachtungen: mehrmals näherte sich Leo, nach längerem "Warten", dem O erst, als es durch das vorher explorierende Tier liegen oder fallen gelassen wurde; der Prozent-Anteil der "Wartezeit" an der "Interessezeit" (vgl. Anm. S. 142) ist für Leo grösser "mit Chico" als "ohne Chico" (PDT: $N = 10$, $T = 6$, $p < 0,02$), was sich als stärkere Hemmung in Anwesenheit von Chico verstehen lässt. Schliesslich ist ein wichtiges Ergebnis zu erwähnen, das weder die eine noch die andere Möglichkeit direkt stützt: Leo duldet als einziges Gruppen-

mitglied keine Annäherung anderer Tiere (auf näher als ca. 1 m), wenn er sich mit dem O beschäftigte; er drohte sogar wiederholt gegen ein Tier, das sich dem O näherte, obwohl er selbst sich nicht (mehr) mit dem O beschäftigte.

2. Versuchsserie:

Fragestellung und Methode:

Hier wurde die Frage untersucht, ob und wie eine Reduktion der Explorationsaktivität des "Haupterkundertieres" Chico – ohne seine Entfernung aus der Gruppe – mit stärkerem Explorieren des Testobjektes durch andere Tiere in der Gruppe reguliert würde. Die Umsiedlung der Meerkatzengruppe von der Universität Zürich in einen Kleinzoo (vgl. S. 102 ff.) brachte die Möglichkeit, diese Frage durch die spezifischen Veränderungen der Umweltbedingungen zu untersuchen. Da am neuen Ort die Aufmerksamkeit von Chico, als neuem ~~α~~ der Gruppe (vgl. Kap. 5.2), stärker auf die vielen Störungen und Veränderungen ausserhalb des Käfigs (vgl. S. 103) ausgerichtet sein würde als die der anderen Tiere, erwartete ich bei ihm einen starken Rückgang beim Explorieren eines Testobjekts im Käfig. Als "Ersatztier" kam in erster Linie Maja in Frage, die beim Versuchsbeginn 2 Jahre und 12 Wochen alt war und sich in Zürich fast so aktiv wie Chico gegenüber dem Testobjekt verhielt (s. unten). Bambola war beim Versuchsbeginn gerade rund ein Jahr alt und war beim Explorieren (noch) nicht so aktiv wie ihre ältere Schwester. Noch weniger kam Pablo als "Ersatztier" in Frage, der in dieser Zeit stark marginalisiert war (vgl. S. 103), und wenig explorierte und spielte. Samanga schliesslich beteiligte sich in der Zeit vor der 2. Versuchsserie deutlich weniger am Explorieren als vor rund 2 Jahren, in der Zeit vor und während der 1. Versuchsserie. Wieweit dazu neben dem Alterwerden der Umstand beitrug, dass sie jetzt Chico im Rang unterlegen war, der (immer noch) sich stark für "novel objects" interessierte, war nicht ganz klar. Nach qualitativen Beobachtungen tolerierte Chico Samanga's Interesse in solchen Situationen weitgehend, und eine rangbedingte soziale Hemmung von Samanga's Exploration schien deshalb eher unwahrscheinlich. Diese Frage wollte und konnte ich aber in dieser 2. Versuchsserie nicht eindeutig klären, da Chico ja nicht aus der Gruppe entfernt wurde. Die Versuchsanlage sollte vielmehr ermöglichen, v.a. kurzfristige, direkte Hemmungswirkungen (oder Anregungswirkungen) zu erfassen, die von Chico's Beschäftigung mit dem Testobjekt selbst ausgingen.

Da Pablo in den letzten Wochen in Zürich (v.a. von Samanga) stark herumgejagt und unter Druck gesetzt wurde, musste er während 3 Testtagen von der Gruppe getrennt gehalten werden. Dieses Fehlen von Pablo in den zweiten 3 Tests in Zürich hatte aber praktisch keinen Einfluss auf die Ergebnisse, da seine Beteiligung sowieso nur gering war (vgl. Tab. XI), und er von den anderen Juvenilen beim Testobjekt vollständig toleriert wurde. Einzig auf die Zeit, da kein Tier am O war, und auf die "Zuweit-Zeit" (Zeit, da ein Tier gemeinsam mit anderen am O war) von Maja und Bambola konnten die Zeitwerte von Pablo einen Einfluss haben; für die Berechnung dieser Werte wurden deshalb alle Pablo-Zeiten weggelassen. Natürlich wurde auch für Pablo selbst keine Auswertung der Zeiten vorgenommen.

Die Versuchsserie umfasste je 6 Tests à 20 Minuten in Zürich (ZH) und in Gossau (GO). Um einen allfälligen Zeiteinfluss (z.B. Gewöhnung) besser getrennt auszuwerten

zu können, wurden diese 6 Tests jeweils in 2 Serien à 3 Tests an aufeinanderfolgenden Tagen, mit einem Unterbruch von 4 Tagen dazwischen, durchgeführt. So konnte in einer varianzanalytischen Auswertung ("fixed model") der Zeiteffekt (2 Niveaus) vom Ortseffekt (2 Niveaus) getrennt werden. Die einzelnen Tests wurden jeweils an Vormittagen zwischen 11 h und 12 h, mindestens 1 h nach der letzten Fütterung, durchgeführt.

Als Testobjekt dienten in dieser Versuchsserie nicht mehr bemalte Holzklötze; die Meerkatzen hatten in der Zwischenzeit mehrere solcher Klötze als Spielzeug ständig im Käfig gehabt und waren zusehr daran gewöhnt. Ich wählte diesmal ein lebendes, nicht bedrohliches Tier (Rennmaus, *Meriones unguiculatus*), in einem Käfig "ausgestellt", was sich in einem Pilotversuch einige Monate früher als sehr attraktiver Neureiz erwiesen hatte. Da sich das Tier während der ganzen Testzeit immer wieder in seinem Makrolonkäfig (42 x 26 x 15 cm) bewegte, war ein geringer Gewöhnungseffekt zu erwarten. Das Tier und seine Bewegung war von allen Seiten gut zu sehen, die engen Maschen des Deckgitters verunmöglichten aber ein Hineingreifen der Affen. Zu Beginn des einzelnen Tests wurde das Testobjekt auf dem Käfigboden mit Draht fixiert; das 0 befand sich dabei in ZH ca 2m, in G0 ca. 1,6m vom Beobachter entfernt. Eine Minute nach dem Verlassen des Käfigs durch die Vordertür begann ich mit dem Protokoll. Folgende Masse wurden aufgenommen: Gesamtdauer und Länge der einzelnen "bouts" für die Beschäftigung mit dem 0 (vgl. 1. Versuchsserie); Gesamtdauer der "Zuzweit-Zeit" (s. oben): Gesamtdauer, da sich kein Gruppenmitglied mit dem 0 beschäftigte; Interaktionen der aggressiven und der nicht-aggressiven Auseinandersetzung am 0 (und um das 0); Anzahl "Wechsel" des 0 von einem Tier zum anderen (da dieses 0 ja nicht bewegt werden konnte, zählte ich die Ablösungen eines "Allein-Erkunders" durch einen andere "Allein-Erkunder" am 0). Die Zeitregistrierung und Zeitschätzung erfolgte auf die gleiche Weise wie in der 1. Versuchsserie.

Resultate:

Wie erwartet reduzierte Chico seine Explorationstätigkeit gegenüber dem 0 am neuen Ort (G0) stark (Tab. XII). Dieser Rückgang bei Chico wurde nicht durch eine Verlängerung und Verstärkung des Explorierens bei einem der anderen Gruppenmitglieder ausgeglichen. Darin stimmt das Hauptergebnis dieser Versuchsserie mit demjenigen der 1. Versuchsserie überein. Dennoch ergeben sich in einigen wesentlichen Punkten, sowohl bei der Dauer der Beschäftigung mit dem 0 als auch bei den dabei auftretenden Ökosozial-Interaktionsformen, Unterschiede und Ergänzungen zu den Ergebnissen der 1. Versuchsserie. Diese werde ich bei der folgenden Besprechung für jedes der Tiere jeweils hervorheben. Um die quantitativen Ergebnisse direkt vergleichbar zu machen, habe ich alle wichtigen Masse auch für die ersten 15 Minuten jedes "Rennmaus-Tests" berechnet und ausgewertet. Es ergeben sich nur in einzelnen Fällen Abweichungen zu den Resultaten aus der 20'-Test-Auswertung; wo dies der Fall war erwähne ich beide Resultate.

Die Gesamtdauer, da sich jedes der Tiere mit dem 0 beschäftigte und die Gesamtzeit, da sich kein Gruppenmitglied mit dem 0 beschäftigte, ist in Tabelle XII zusammengestellt. Als Vergleichsmöglichkeit zur 1. Versuchsserie sind auch die Werte für die 15'-Testdauer angeführt. Die varianzanalytische Auswertung

Tabelle XII:

Gesamtdauer der Beschäftigung mit dem Testobjekt (O) für jedes Mitglied (M) der Meerkatzengruppe¹, sowie Gesamtdauer, da kein Tier sich mit dem O beschäftigte. Vordere Zahl: Resultate von 12 Explorationstests à 20 Min. (= 1200 sec.), die zur Hälfte im Zimmerkäfig an der Universität Zürich (ZH), zur Hälfte in einem Kleinzoo in Gossau (GO) in einem vergleichbaren Käfig (vgl. S. 102) durchgeführt wurden. Hintere Zahl: Resultate aus denselben Tests, aber nur für die ersten 15 Min. (= 900 sec.) berechnet, als Vergleichsmöglichkeit zur 1. Versuchsserie (Tab. XI). Zeitangaben in Sekunden (vgl. Tab. XI und S. 140). (Reihenfolge der Tiere nach ihrem Alter.)

[illegible]

1

Leo (da) und Linda (ga) waren zu diesem Zeitpunkt nicht mehr in der Gruppe.

2

Pablo musste an drei Testtagen von der Gruppe abgetrennt werden (vgl. S. 140).

(s. oben) dieser Daten ergab, sowohl für die einzelnen Tiere wie für die Zeit, da kein Mitglied am 0 war keinen signifikanten mittelfristigen Zeiteinfluss (von einem 3-Tage-Block zum nächsten). Beim Betrachten der Daten schien am ehesten bei Maja eine Tendenz zur (kurzfristigen) Abnahme der Explorationszeit, von einem Test zum nächsten innerhalb der 3-Tage-Blöcke, vorzuliegen; ich rechnete deshalb für Maja zusätzlich eine Varianzanalyse mit 3×2 Feldern, wobei der Zeitfaktor in drei Niveaus mit jeweils den 2 ersten, den 2 zweiten und den 2 dritten Tests der 3-Tage-Blöcke (je für ZH und G0) aufgeteilt wurde. Auch hier ergab sich keine Signifikanz für den Zeitfaktor ($F_{2,6} = 0,2$, $p = 0,1$). Für die folgenden Aussagen über Unterschiede zwischen ZH und G0 darf also der Zeiteinfluss vernachlässigt werden, obwohl ja durch die äusseren Umstände dieses Versuchs nicht zu vermeiden gewesen war, dass alle G0-Versuche nach den ZH-Versuchen durchgeführt wurden.

Chico:

In ZH ging das α -Tier der Gruppe immer als erster zum 0, und gesamthaft beschäftigte er sich auch am längsten mit dem 0 (für die 15'-Testdauer sind seine Zeiten signifikant (PDT: $N = 6$, $T = 2$, $p_{\alpha} = 0,05$) länger als die von Maja, für die 20'-Testdauer ist dieser Trend nicht signifikant). Unter den neuen Umweltbedingungen in G0 beschäftigte er sich signifikant weniger lang mit dem 0 als in ZH (VA: $F_{1,8} = 6,91$, $p_{\alpha} < 0,05$ für 20'-Tests; auch für 15'-Test signifikant). Zudem ging er in G0 nur bei der Hälfte der Tests als erster zum 0, und in G0 war er nur noch an 55 % aller 0-Wechsel beteiligt (sei es als Tier, das herankommt und das 0 "übernimmt" oder als Tier, das vom 0 weggeht); in ZH war er noch an 76 % der 0-Wechsel beteiligt gewesen - ein ähnlich hoher Prozentsatz wie in der 1. Versuchsserie (vgl. S. 143).

Im Gegensatz zur 1. Versuchsserie gab es in diesen Tests fast keine Auseinandersetzungen um das 0; das dürfte einerseits mit der geringen Beteiligung von Samanga zusammenhängen und andererseits damit, dass das grössere, nicht bewegliche Testobjekt weniger Konflikte provozierte, bzw. zuliess. Chico war am 0 tolerant sowohl den Juvenilen wie Samanga gegenüber; in allen Tests zusammen drohte er nur zweimal schwach gegen ein anderes Tier (Maja), das zum 0 gehen wollte, während er selbst nicht beim 0 war. Dies zeigt, dass rangbedingte Hemmungen der Inferioren bei der hier beobachteten Verhaltensdifferenzierung keine grosse Rolle gespielt haben können. Wenn Chico sich mit dem 0 beschäftigte, war er ein starker Aufmerksamkeitsfokus für die Juvenilen, v.a. Maja und Bambola. Das zeigte sich auch darin, dass im einzigen Test, wo Chico nie zum 0 gegangen ist (G0/B, Tab XII), die Juvenilen sich nur ganz kurz mit dem 0 beschäftigten (nachher war für alle soziale Fellpflege die Hauptbeschäftigung). Andererseits liess sich auch Chico durch das anhaltende Interesse der Juvenilen am 0 in mehreren Tests dazu anregen, noch einmal zum 0 zu gehen.

Samanga:

Auch das adulte Weibchen reduzierte seine Explorationszeit von ZH nach G0 signifikant (VA: $F_{1,8} = 7,22$, $p_{\alpha} < 0,05$, identisch für 20'- 15'-Testdauer); Samangas Werte sind aber alle klein, und in G0 ging sie überhaupt nur einmal kurz zum 0. Sie beschäftigte sich auch nie als erstes Tier der Gruppe mit dem 0. Dieses

Bild der Zurückhaltung oder des Desinteresses steht in Kontrast zu ihrer sehr aktiven Beteiligung in der 1. Versuchsserie. Wenn auch Samanga, wie erwähnt, schon in den qualitativen Tests vor der 2. Versuchsserie eine generell geringere Beteiligung beim Explorieren gegenüber verschiedenen "novel objects" gezeigt hatte, so hängen doch die kurzen Zeiten in der Testserie vermutlich noch mit dem besonderen Testobjekt zusammen. Die Bewegungen der Rennmaus waren für sie offenbar etwas furchterregend, wie ihr ganzes Verhalten beim Explorieren zeigte; in zwei Tests drohte sie sogar gegen das 0. (Auch die Juvenilen (s. unten) und Chico reagierten auf die Aktivitäten der Rennmaus; Chico zog mehrmals ein Körperteil vom Käfigdach zurück, wenn die Rennmaus dieses beschnuppern wollte.) Andererseits versuchte sie in keiner Weise ihre Kinder am intensiven Explorieren des 0 zu hindern, weder durch Warnen, physisches Zurückhalten noch Wegdrohen.

Dass die Reduktion von Samangas Explorationszeit von ZH nach G0 parallel zur Reduktion bei Chico lief, zeigt, dass keine (rangunabhängige) Hemmung ihrer Explorierbereitschaft durch Chico's Aktivität gegenüber dem 0 vorlag. Auch eine rangbedingte Hemmung durch den dominanten Chico scheint aufgrund der qualitativen Beobachtungen sowohl von Chico's (s. oben) wie auch von Samanga's Oekosozialverhalten unwahrscheinlich; eine solche Hemmung kann allerdings durch diese Versuche nicht ganz ausgeschlossen werden.

Maja, Bambola (und Pablo):

Das zuletzt gesagte gilt auch für die Juvenilen (incl. Pablo). Obwohl Chico am 0 ihnen gegenüber im allgemeinen tolerant war (s. oben), getrauten sie sich nur in zwei Tests kurz mit ihm gemeinsam das 0 zu explorieren ("Zu-Zweitzeit"-Anteil an gesamter Explorationszeit von Chico: 2%, bzw. 6%), und wenn Chico sich näherte, während die Juvenilen sich mit dem 0 beschäftigten, räumten diese regelmässig das Feld. Dieses "zeitliche Ausweichen" konnte aber keinen direkten Einfluss auf die Explorationszeit der Juvenilen haben, da in den Tests, auch bei starker Beteiligung von Chico am Explorieren, immer noch eine "Reservezeit" von 17,5 % bis 66,3 % der Testdauer bestand, da sich kein Tier mit dem 0 beschäftigte (vgl. Tab. XII). Für eine (rangunabhängige) Hemmung der Explorierbereitschaft durch eine hohe Chico-Aktivität gibt es auch bei den Juvenilen keinen Anhaltspunkt. Die Dauer der Beschäftigung mit dem 0 nimmt bei Maja und Bambola von ZH nach G0 nicht zu, sondern sogar etwas ab (nicht signifikant).

Auf den starken Rückgang der Beschäftigungszeit von Chico und das so "freigewordene" 0 reagiert also kein Tier der Gruppe mit verstärkter Explorationstätigkeit. Dennoch ergibt sich für die Zeit, da kein Mitglied der Gruppe am 0 ist, keine signifikante Zunahme von ZH nach G0. Das lässt sich damit erklären, dass bei Maja und Bambola in ZH die gemeinsame Beschäftigung mit dem 0 ("Zuzweitzeit") einen signifikant grösseren Anteil an der Gesamt-Explorationszeit ausmachte als in G0 (Wilcoxon; für Maja: $N = 5/6$, $T = 16,5$, $p_{2\alpha} < 0,02$; für Bambola: $N = 4/6$, $T = 10$, $p_{2\alpha} < 0,01$). Auch die Juvenilen untereinander zeigten also in G0 ein "zeitliches Ausweichen", ohne dass aber in ihren direkten Interaktionen am 0 Anzeichen von Intoleranz oder Konkurrenz zu beobachten gewesen wären. Eine mögliche Erklärung dafür bietet die Beobachtung, dass das Testobjekt auch für die Juvenilen am Anfang etwas furchterregend war. So rannten sie manchmal bei starker Bewegung der Rennmaus weg, und sie reagierten auch

auf jedes Warnen der Adulten sofort mit Wegrennen vom 0. Zudem getraute sich Maja, und hinter ihr Bambola, in den beiden ersten Tests erst in der 7., bzw. 9. Minute erstmals ans 0, nachdem sie vorher Chico beim Explorieren genau beobachtet hatten. In den weiteren Versuchen beschäftigte sich - mit einer Ausnahme - immer eines der Juvenilen (meist Maja) schon während der ersten 3 Testminuten zum erstenmal mit dem 0. Da sie mit fortschreitender Serie offenbar die Angst vor dem 0 zusehends verloren, wäre es also möglich, dass sie sich mehr allein mit dem 0 beschäftigten, weil sie sich immer mehr getrauten. Die Juvenilen wurden durch Chico's Verhalten gegenüber dem 0 auch direkt aktiviert. Neben den qualitativen Beobachtungen weist eine positive Korrelation der "Beschäftigungszeit" von Chico sowohl mit Maja (Rangkorrelation: $\rho_{12} = 0,54$, $p < 0,05$) wie auch mit Bambola ($\rho_{12} = 0,67$, $p < 0,02$) darauf hin. (Diese Korrelation für die 20'-Testdauer erscheint in den Zahlen für die 15'-Testdauer noch nicht. Man könnte also von einem verzögerten "stimulus enhancement" durch Chico für die Juvenilen sprechen).

Ergänzende Versuche:

Als Ergänzung zu diesen zwei Versuchsserien führte ich, über die ganze Beobachtungszeit hinweg verteilt, immer wieder Explorationstests (einzeln oder in kleinen Serien) durch. Dabei wollte ich v.a. zu folgenden drei Punkten Informationen gewinnen. Wie verändert sich das Differenzierungsmuster in der Gruppe, wenn das Testobjekt attraktiver gemacht wird? Wie verändert es sich, wenn das Testobjekt furchterregender gemacht wird? Wie wirken sich Altersveränderungen und Veränderungen der sozialen Position in der Gruppe auf die Beteiligung eines Tieres am Explorieren aus?

Zur ersten Frage führte ich nach der 1. Versuchsserie sieben Tests durch, wobei die Attraktivität des Testobjekts je auf unterschiedliche Weise verstärkt wurde, indem es neue Qualitäten enthielt (welche die Holzklötze der 1. Versuchsserie nicht besaßen). Einerseits bestrich ich Holzklötze mit Sirup und mit Bananenmus. Dies führt dazu, dass die Interaktionen um das 0 stärker rangbetont wurden; allerdings betraf dies nicht Leo, der sich auch hier (wiederholt) nur wenig beteiligte. Samanga wurde so klar zum aktivsten Tier. Andererseits wurde ein kleiner Schaumgummiball als Testobjekt gegeben, von dem die Tiere Stücklein abreißen konnten, was einen zusätzlichen Anreiz zur Beschäftigung mit dem 0 brachte. Auch hier spielten sich die Interaktionen um das 0 hauptsächlich zwischen Samanga und Chico ab; Leo's Interesse schien durch die Aktivität dieser beiden einerseits angeregt, andererseits aber auch gehemmt. Schliesslich gab ich zweimal ein quiet-schendes Gummitierchen als Testobjekt hinein. Für Samanga war dies offenbar furchterregend, denn sie beschäftigte sich erst nach Chico und Maja kurz mit dem 0, und hielt sich nachher im Hintergrund. Chico und Maja beschäftigten sich beide mit diesem 0 intensiver als mit den Holzblöcken, sie regten sich gegenseitig an und versuchten sich das 0 wegzuschnappen ohne aber aggressiv zu werden. Leo interessierte sich auch hier nur kurz für das 0.

Qualitative Versuche zur zweiten Frage führte ich in 9 Fällen mit Leo und in 5 Fällen mit Chico als Tier der Gruppe durch. Als furchterregende Testobjekte benutzte ich einerseits grosse Plastik- oder Jutesäcke sowie Frottéstofftücher, die ich vor dem Test zum Erschrecken der Tiere vor dem Käfig stark herumge-

schwenkt hatte, anderseits ein 50 cm langes Stück dickes Tau (das eine entfernte Schlangenähnlichkeit besass). In allen Fällen, wo ein solches 0 zum erstenmal präsentiert wurde, näherte sich das jeweilige α -♂ als erstes Tier dem 0, um es entweder nur genau zu betrachten oder, durch beriechen und ev. berühren, zu inspizieren, um dann meist wieder wegzugehen. Anschliesslich näherten sich die Juvenilen dem 0. Falls das Männchen das 0 nicht berührt hatte, verhielten sich die Juvenilen meist vorsichtig und abwartend, und hielten untereinander und mit Leo (bzw. Chico) viel Blick- und Laut-Kontakte. Samanga und Linda hielten sich in diesen Tests meist deutlich im Hintergrund. Sowohl Leo, wie später Chico, drohten in mehreren Tests anfangs gegen die Juvenilen (Leo v.a. gegen Ch, Ch v.a. gegen Ma), welche sich dem alleinliegenden 0 nähern wollten (vgl. auch 5.4), und blockierten damit ein näheres Erkunden des 0.

Ueber die Auswirkungen der Alters- und Positionsveränderungen der Tiere auf ihre Beteiligung beim Explorieren konnte ich nur einige fragmentarische Beobachtungen machen. Sowohl bei Linda wie später bei ihrem Kind Pablo war festzustellen, wie sie anfangs beim Explorieren aktiver waren, und wie sich der soziale Druck unter dem sie als rangniedrigste Tiere der Gruppe standen immer stärker auch auf ihre Explorationsaktivität auswirkte. (Linda nutzte schliesslich die Explorationstests v.a. als Ruhepausen, da Chico dann mit seiner Aufmerksamkeit weitgehend auf das 0 ausgerichtet war). Diese extreme rangabhängige Hemmung ist wohl als Gefangenschaftsartefakt zu betrachten. Altersveränderungen des Explorierens liessen sich v.a. bei den beiden Kindern von Samanga verfolgen. Maja entwickelte sich in ihrem ersten Lebensjahr zum, nach und mit Chico, aktivsten Tier bei der Beschäftigung mit "novel objects". Etwa parallel dazu war bei Samanga ein Rückgang der Explorationsaktivität festzustellen, der vielleicht auch als Alterseffekt verstanden werden kann. Chico verhielt sich während der Phase seiner Etablierung als neues α -Tier der Gruppe (vgl. Kap. 5.2) auch beim Explorieren äusserst intolerant gegen Samanga und Maja; nach dieser Periode war dies nicht mehr der Fall (vgl. 2. Versuchsserie).

Zusammenfassend lassen sich folgende Hauptergebnisse aus diesen Versuchen mit den Weisskehlmeerkatzen formulieren. Für die Verhaltensdifferenzierung in der Gruppe beim Umgang mit "novel objects" spielten soziale Anregungen eine wichtige, soziale Hemmungen hingegen eine geringe Rolle (mit Ausnahme der Hemmung der inferiorsten Tiere, welche in Gefangenschaft unter unnatürlich starkem Druck stehen). Ein Ausfall oder eine starke Reduktion der Exploration des aktivsten Tieres wird nicht durch verstärkte Aktivität anderer Gruppenmitglieder reguliert (jedenfalls nicht bei der hier untersuchten Gruppenzusammensetzung, die ähnlich auch im Freiland vorkommen könnte). Die Verhaltensdifferenzierung gegenüber unbekannten Objekten scheint weitgehend durch mittelfristig-konstante Motivationsunterschiede zwischen den einzelnen Gruppenmitgliedern stabilisiert zu sein. Es erscheint naheliegend, diese Motivationsunterschiede nicht als indivi-

duentypisch, sondern als alters- und geschlechtstypisch anzusehen. Wieweit dies bei Meerkatzen der Fall ist, ist mit der kleinen Zahl von Tieren in meiner Gruppe nicht sicher festzustellen.

5.3.2 Beobachtungen anderer Autoren und Diskussion

Obwohl Neugier und Sozialität zu den hervorstechenden Eigenschaften der Primaten gehören, sind die sozialen Aspekte des Explorierens und der Reaktion auf "novel objects" noch relativ wenig untersucht. Unter Gefangenschaftsbedingungen - wo gesamthaft mehr exploriert wird als im Freiland (Kummer and Kurt 1965, Menzel 1966) - ist die Verhaltensdifferenzierung einer natürlich zusammengesetzten Gruppe gegenüber unbekannten und potentiell-gefährlichen Objekten bei Rhesus-, Bären- und Schweinsmakaken sowie bei Kapuzineraffen dokumentiert worden (Bernstein 1964, 1966 a,b, Bertrand 1969). Im Freiland sind nur Japanmakaken systematisch in dieser Hinsicht studiert worden (Menzel 1966). Menzel (1971 a, 1974) hat zudem das Explorationsverhalten einer Gruppe juveniler Schimpansen in einem grossen Freigehege getestet. Keine dieser Untersuchungen hat sich jedoch mit der Frage der Regulation befasst.

Uebereinstimmend erwiesen sich v.a. Juvenile (1/2 bis 3-jährig) und z.T. auch Subadulte (3-4jährig) am aktivsten beim Explorieren von nicht-furchterregenden "novel objects". Diese bestärken sich untereinander noch in ihrer Aktivität. In der von Menzel (1971 a, 1974) untersuchten Gruppe juveniler Schimpansen explorierte jeweils das rangniederste Tier als erstes, worauf die anderen auch herbeikamen und es oft nach einer gewissen Zeit verdrängten. In den Japanmakaken- und Bärenmakakengruppen (Bertrand 1969, Menzel 1966) ergab sich eine ähnliche Verhaltensdifferenzierung, wenn ein furchterregendes neues Objekt auf einen Futterkessel gestellt wurde: die Dominanten warteten dann, bis ein juveniles oder inferiores Tier sich als erstes heranwagte und durch Herabstossen dieses Objekts das Futter zugänglich machten (vgl. Kap. 5.4). Leider wurde in diesen Fällen die Regulation dieses Verhaltens in der Gruppe nicht untersucht. Auch sonst überwachten oft dominate Tiere die Annäherung von Juvenilen an potentiell-gefährliche Objekte. Wegdrohen von Juvenilen wurde allerdings nicht beobachtet. Mütter hielten aber manchmal ihre Jungen aktiv zurück. Rangbedingte, soziale Hemmungen kamen in einigen Fällen ins Spiel, wenn die neuen Objekte nach

der ersten Exploration sich als "Spielzeug" mit vielen Erfahrungsqualitäten erwiesen, was zur Konkurrenz unter den aktiven Tieren führte.

Diese Ergebnisse bestätigen die bei den Weisskehlmeerkatzen gemachten Beobachtungen zu den Differenzierungs-Formen und -Mechanismen beim Explorieren in der Gruppe. Zu meinen Resultaten über das Fehlen von Regulation in diesem Verhaltensbereich liegen keine Vergleichsresultate vor. Eine indirekte Bestätigung erhalten sie aber dadurch, dass in den zitierten Untersuchungen keine Hinweise auf soziale Hemmungen (mit Ausnahme der Ansätze zu rangabhängiger Hemmung bei umstrittenen Objekten) gefunden wurden. Die Verhaltensdifferenzierung bei der Exploration scheint also nach bisherigen Ergebnissen vorwiegend durch altersbedingte Motivationsunterschiede und durch gegenseitige Bestärkung unter den aktiveren Tiere, bzw. soziale Anregung von ängstlichen Tiere zustande zu kommen.

5.4. Oekosozialverhalten gegenüber neuem Futter und gegenüber verstecktem oder erschwert-zugänglichem Futter (Problemlösungssituationen)

5.4.1 Eigene Beobachtungen

Neues Futter:

Da die früheren Futtererfahrungen der aus dem Freiland stammenden Tiere nicht bekannt waren, und die Meerkatzen von Anfang an mit einer breiten Auswahl von am Markt erhältlichen Gemüse- und Früchtesorten gefüttert worden waren, war die Zahl der Futtersorten, welche vermutlich noch kein Tier kannte, zum vornherein begrenzt. So führte ich keine systematische Versuchsserie zu dieser Frage durch, testete jedoch über die ganze Beobachtungszeit hinweg gelegentlich die Reaktion der Gruppe auf die Präsentation von neuem Futter. Diese Beobachtungen ergaben einige deutliche qualitative Resultate, die im folgenden zusammengefasst - ohne genaue Schilderung des einzelnen Versuchsablaufs - dargelegt werden. Die Aussagen sind als vorläufige Hypothesen aufzufassen.

Insgesamt wurden 6 neue Futtersorten¹ mit der ganzen Gruppe getestet und, nachdem sich Linda als hauptsächliches "Futterprobiertier" (siehe unten) erwiesen hatte, nochmals 3 neue Futtersorten¹ mit der Gruppe ohne Linda. Die ersten 6 neuen Futtersorten wurden in einem Zeitraum von gut einem Jahr getestet, wobei die Gruppe in den ersten drei Tests aus 5, in den zweiten drei Tests aus 6 Mitgliedern bestand, die als "Futterprobiertier" in Frage kamen, d.h. als Tier, welches als erstes vom neuen Futter Stücke abbiss, kaute und schluckte. In 5 dieser 6 Fälle war das alte, periphere Weibchen Linda das "Futterprobiertier"; wenn man für jedes Tier gleiche Wahrscheinlichkeit annimmt, wäre das für Linda nur in 1,1 Fällen zu erwarten. Samanga und Leo andererseits waren die "konservativsten" Gruppenmitglieder; sie frassen, wenn überhaupt, jeweils als letzte vom neuen Futter. Im einzigen Fall, wo Linda nicht als erste vom Futter frass, handelte es sich um das (rohe) Ei, welches dreimal hintereinander von Chico geholt und auf einem Brett aufgebissen wurde (wobei Eiweiss und Eigelb unbeachtet ausflossen und durch den Gitterboden wegfielen); er und Maja spielten dann mit den Eischalen und frassen sie auch teilweise.

In den Fällen, wo Linda als erste vom neuen Futter frass, war sie nur zweimal auch die erste, die sich mit dem Futter beschäftigte; in den anderen Fällen hatten vorher mehrere oder gar alle anderen Tiere das präsentierte Futter "inspiziert" (beriechen, berühren, zur Nase führen, manipulieren und reiben, vorsichtig mit Zähnen prüfen) und dann liegen- oder fallengelassen. Sobald ein Gruppenmitglied sich mit dem Futter in dieser Weise beschäftigte oder davon frass, wurde es von einigen anderen Tieren genau beobachtet; am stärksten war diese Aufmerksamkeitsfokussierung, wenn sich Leo mit dem Futter beschäftigte. Tiere mit Futter im Mund wurden angenähert und, falls sie sich zurückzogen, verfolgt, im Bemühen sie beim Fressen genau zu beobachten und ihren Mund zu beriechen.

1

Als neue Futtersorten wurden verwendet: getrocknete Feigen, frische Feigen, Ananas, rohe Eier (und Eischalen), grilliertes Pouletfleisch, Brot, Heupellets, Aprikosenkuchen, Spinatkuchen.

Für tiefrangige Tiere, so auch für Linda, war dieses starke Interesse der Anderen eher eine Bedrohung, und sie liessen das Futter z.T. fallen, worauf sie sofort in Ruhe gelassen wurden. Durch genaue Beobachtung des Fressens eines Mitglieds wurde das interessierte Tier oft, aber nicht immer, dazu angeregt, selbst Futter zu probieren. Nur in einem Fall, bei der Präsentation von Fleisch, frass Linda als einziges Tier vom neuen Futter (aber wiederholt, von verschiedenen Stücken); während Leo und Samanga es ganz mieden, spielten und manipulierten die Juvenilen damit, ohne davon zu fressen.

Von den drei Futtersorten, die in Abwesenheit von Linda getestet wurden, wurde nur eine probiert (Heupellets). In diesem Fall waren Chico und Pablo (dann 14 Monate alt) die beiden Tiere, welche zuerst und nebeneinander kleine Stücklein probierten, aber nur wenig frassen. Erst über 15 Minuten später kosteten dann auch Leo und Maja ein wenig von diesem Futter, während Samanga gar nichts davon frass. Linda, im anderen Käfigteil abgetrennt, beobachtete zwar die Anderen, interessierte sich selbst aber überhaupt nicht für die Heupellets auf ihrer Käfigseite. Die beiden anderen Tests wurden mit der neu zusammengesetzten Gruppe, mit Chico als α -Tier, gemacht. Beidemale "inspizierte" Chico als erster und verhinderte nachher, obwohl er sich selbst für das Futter nicht mehr interessierte, dass sich die Juvenilen längere Zeit mit dem Futter beschäftigen konnten; diese hatten so gar keine Gelegenheit, das Futter zu probieren. Samanga hielt sich ganz aus der Sache. Es scheint also, dass die Juvenilen als "Futterprobiertiere" an die Stelle von Linda treten könnten, wenn die Gruppenkonstellation dies zulässt.

Problemlösungssituation mit Futterbelohnung:

In diesen Tests ging es um die Frage, ob ein Tier als regelmässiger "Problemlöser" hervortreten würde, wenn Futter für alle Gruppenmitglieder nur durch Ausführen einer Handlung ("Problemlösung") zugänglich gemacht werden konnte, welche Umgang mit einem furchterregenden Objekt und/oder Geschicklichkeit und Lernen erforderte. Weiter interessierte mich, ob und wie der Ausfall eines "Problemlöser"-Tieres reguliert wurde. Zu diesen Fragen war ursprünglich eine systematische Versuchsreihe geplant; es zeigte sich aber bald, dass dieser Versuchstyp soviel Spannung und Aggressionen provozierte, dass, unter den beschränkten

Haltungsbedingungen, das Zusammenleben der Meerkatzen in einer Gruppe durch viele Wiederholungen gefährdet worden wäre. Alle Tests, über die hier berichtet wird, wurden deshalb nur als Pilotversuche, in kleinen Serien und ohne strenge Balancierung, durchgeführt. Die so gewonnenen Resultate können nur provisorische und partielle Antworten zu den erwähnten Fragen geben.

Versuchstypen und -abläufe:

Das Oekosozialverhalten wurde in folgenden 4 Problemlösungssituationen untersucht:

a) In einer undurchsichtigen Plastischachtel (20x10x7 cm), deren Klemmdeckel an einer Ecke ganz wenig abgehoben war und so einen Blick ins Innere freigab, wurden Haselnüsse (beliebtes Futter) als Belohnung geboten; der Deckel konnte von einem Affen mit etwas manipulativem Geschick abgenommen werden. Die Schachtel wurde beim ersten Test versteckt, später vor allen Augen, gefüllt und dann auf den Boden des linken Käfigteils gelegt; dann wurde registriert, wer sich mit der Schachtel beschäftigte, wer sie öffnete, wer etwas vom Futter erhielt, und was für Oekosozialinteraktionen dabei auftraten. Dieser Versuch wurde insgesamt 10 mal durchgeführt, sechsmal hintereinander, als Susi noch in der Gruppe war, und viermal nach dem Tod von Susi (wobei bei den zwei letzten Versuchen das "Problemlösertier" Samanga abgetrennt wurde).

b) In die vordere angehängte Transportkiste (T 1, vgl. Abb. 1) wurde beliebtes Futter (Haselnüsse, Bananenstücke) gelegt; der Eingang des T 1 war aber durch ein ca. 50 cm langes Stück dickes Tau blockiert, welches sich in Vorversuchen als furchterregendes Objekt erwiesen hatte. Am Tauende war eine dünne Schnur befestigt, die über den Gitterboden bis zur Zwischengitterwand (vgl. Abb. 1) verlief; mit dieser Schnur konnte also das Tau aus dem T 1 herausgezogen werden und so das Futter zugänglich gemacht werden. Die Tiere wurden nach Herrichtung dieser Anordnung aus dem linken Käfigteil hereingelassen, und ich registrierte wieder Aktivität gegenüber der "Problemsituation", Interaktionen und Erfolg, bzw. Belohnungsanteil der verschiedenen Tiere. Dieser Versuch wurde nur dreimal durchgeführt, da er zu sehr heftigen Jagereien in der Gruppe führte; beim dritten Test war Leo nicht bei der Gruppe.

c) Ein grosser leerer Jute-Kartoffelsack, der sich in einem Vortest als in unterschiedlichem Mass furchterregend für die verschiedenen Gruppenmitglieder erwiesen hatte, wurde vor aller Augen mit Erdnüssen "geködert" und auf den Gitterboden im rechten Käfigteil gelegt; nur ein kleinerer Teil der Nüsschen wurde auf den Sack gelegt; der grössere Teil wurde nur zugänglich, wenn der Sack berührt, geöffnet und durchwühlt wurde. Dann wurden die Meerkatzen dazugelassen, und ich protokollierte Oekosozialverhalten, Problemlösungsverhalten und Belohnungsanteil für jeder Tier. Dieser Versuch wurde zweimal, im Abstand von 10 Tagen, mit der reduzierten, neugebildeten Gruppe durchgeführt, nachdem

Chico sich als α -Tier fest etabliert hatte. Der Ablauf des ersten Versuches ist im Kap. 4.3 ausführlich geschildert worden (S. 94); der zweite Versuch musste wegen heftiger Aggressionen nach 50 Minuten abgebrochen werden.

d) Futterstücke wurden in mehreren Löchern eines liegenden Plastikrohrs zugänglich, wenn ein Tier beim Vordergitter auf einen Plastikstab biss (instrumentelle Konditionierung). Dies waren Vorversuche zur geplanten Experimentalserie über die "Erfolgsdifferenzierung" und ihren Einfluss auf die sozialen Beziehungen, welche im Kap. 4.3 (S. 92 ff.) beschrieben ist; dort finden sich auch detailliertere Angaben zur Versuchsanlage. In diesem Rahmen wurden auch 2 x 4 "Zweierversuche", einer "unerfahrenen" Mutter zusammen mit ihrem Kind (Linda mit Pablo, Samanga mit Maja), welches die Aufgabe schon gelernt hatte, durchgeführt. Ich verweise dazu auf das Protokoll eines dieser Versuche im Kap. 3.1 (S. 37 ff; dort wurde noch eine schwierigere Aufgabe (Federzug) verwendet) und die dazu gegebene Interaktionsanalyse. In vielen dieser Versuche, auch bei Einzeldressur, traten massive Aggressionen auf, v.a. unter den Tieren, die im anderen Käfigteil abgetrennt waren.

Hauptergebnisse:

Die Versuche waren so angelegt, dass jeweils ein Tier allein das "Problem" lösen konnte - Kooperation beim "Problemlösen" wurde denn auch nicht beobachtet -, dass aber die anderen Gruppenmitglieder in unterschiedlichem Masse auch an der Futterbelohnung teilhaben konnten. Im Versuchstyp b) konnte der "Problemlöser" ganz ohne Belohnung ausgehen, und im Versuchstyp c) und d) mit nur geringem Anteil an der Belohnung; im Versuchstyp a) hingegen konnte sich der "Problemlöser" jeweils die ganze oder fast die ganze Belohnung sichern. In unterschiedlichem Masse konnte also das "Problemlöser"-Tier seinen Gruppenmitgliedern durch sein Verhalten Vorteile verschaffen. Die Möglichkeiten der Verhaltensstabilisierung und der Einflüsse auf die soziale Beziehung in einer solchen Situation sind im Kap. 4.2 und 4.3 ausführlich besprochen worden. Sie werden hier nur soweit erwähnt, wie es für das Verständnis der Regulation nötig ist.

Bei den Versuchstypen a) - c) wurde im ersten Test jeweils nicht das ranghöchste Tier zum "Problemlöser", obwohl eine Futterbelohnung in Aussicht stand, sondern ein Tier, das viel manipulierte und/oder wenig Scheu vor der Aufgabensituation zeigte (Chico, Samanga). Interessanterweise kam es zwischen den Versuchen von Typ b) und Typ c) zu einem Wechsel des "Problemlösers" von Chico zu Samanga, der mit dem inzwischen erfolgten Rangwechsel zwischen Chico und Samanga

übereinstimmte. Die unterschiedliche Versuchsanlage ist jedoch als Ursache dieses Wechsels nicht ganz auszuschliessen. Beim Versuchstyp d) hatten in der Einzeldressur die Kinder, vor den Augen ihrer (nebenan abgetrennten) Mütter, das "Problem" schon wiederholt gelöst, während die Mütter dieses noch nicht gelernt hatten; im ersten Zweiertest war also auch der inferiore Partner (Kind) jeweils das "Problemlöser"-Tier. In den Wiederholungen veränderte oder stabilisierte sich nun in den verschiedenen Versuchstypen diese "Rollenteilung", wobei die Belohnungsverteilung ausschlaggebend zu sein schien. Wann der (oder die) anwesende(n) Höherrangige(n) wie in den Versuchstypen b) - d) jeweils einen Grossteil des Futters erhielt(en), das der "Problemlöser" zugänglich machte, lernte(n) er (sie) nicht selbst das "Problem zu lösen". Eine eigene "Problemlösung" wurde vom Dominanten gar nicht ernsthaft versucht, sondern er lernte stattdessen, den inferioren "Problemlöser" bei seiner Aktivität genau zu beobachten, und ihm ev. dazu Platz zu machen (Grundmuster 1.7; gefolgt vom Grundmuster 1.5: Verdrängen des Inferioren von der Futterbelohnung; vgl. S. 57 und S. 95). Der inferiore "Problemlöser" versuchte sich an diese Situation anzupassen durch (kurzes) Abwarten, durch "Anschleichen" und Ausnützen von Aufmerksamkeitslücken des Dominanten, und durch schnelles Schnappen der Belohnung; vollständiger Verzicht auf das "Problemlösungsverhalten" oder Versuche zur aktiven Ablenkung des Dominanten wurden aber nicht beobachtet. Ueber Möglichkeiten und Formen der Regulation bei Ausfall eines inferioren "Problemlöser"-Tieres sollte die Experimentalserie Auskunft geben, deren Versuchsplan im Kap. 4.3 (S. 92) kurz dargelegt worden ist; diese Versuche konnten aus den dort erwähnten Gründen leider nicht durchgeführt werden.

Bei den Versuchstypen a) und d) andererseits, lernten die Tiere, welche selbst nicht Zutritt zur Futter-Belohnung hatten, die der "Problemlöser" erarbeitet hatte, durch Beobachtungslernen (und eventuell Imitation) selbst dieses "Problemlösungs"-Verhalten zu zeigen, wenn sie dazu Gelegenheit hatten. Beim Versuchstyp d) war dies bei der Einzeldressur der Fall, wo Maja und Leo zuerst (einzeln) das "Problem" mehrmals nicht lösten, und nach mehrmaliger Beobachtung anderer "Problemlöser" sich dann im Einzeltest auf Antrieb richtig verhielten. Beim Versuchstyp a) hatten in den ersten 6 Tests, die kurz aufeinander folgten, zuerst Samanga, dann dreimal das rangtiefste Weibchen Susi und schliesslich wieder

zweimal das ranghöchste Weibchen Samanga die Plastikschatel geöffnet und das Futter erhalten. Jedesmal hatten sich vorher noch andere Gruppenmitglieder kurz für die Schatfel interessiert, ohne aber zu versuchen, sie zu öffnen. Die Interaktionen wurden dabei zunehmend kompetitiver; auch das α -♂ Leo, anfangs passiv, interessierte sich in den letzten zwei Tests für die Schatfel, schien aber das "Problem" nicht begriffen zu haben. Ein halbes Jahr später - Susi war inzwischen gestorben - öffnete Samanga in zwei Tests sofort die Schatfel, nachdem sie Chico verdrängt hatte. Bei zwei weiteren Tests, in denen Samanga abgetrennt war, holte sich Chico als "Problemlöser" die Belohnung. (Auch hier traten wieder so starke Spannungen in der Gruppe auf, dass diese Versuche nicht weitergeführt wurden). Nach der "Erfinderin" Samanga haben also zwei weitere Tiere gelernt, wie die Plastikschatfel zu öffnen ist, um ans Futter zu gelangen; allerdings war es bei dieser Versuchsanordnung nicht möglich, Beobachtungslernen und Imitationslernen klar zu unterscheiden. Das Schatfelöffnen von Chico bei der Abwesenheit von Samanga in den letzten zwei Tests, kann als klare Regulation bezeichnet werden, welche durch den Wegfall einer rangbedingten Hemmung zustande kam.

5.4.2 Beobachtungen anderer Autoren und Diskussion

Neues Futter:

Zum Oekosozialverhalten gegenüber unbekanntem Futter gibt es eine ganze Reihe von Berichten, sowohl über freilebende Paviane, Makaken und Schimpansen, wie auch über Patasaffen, Mantelpaviane und Rhesusmakaken in Gefangenschaft.

Am direktesten mit meinen Meerkatzen-Beobachtungen vergleichbar sind qualitative Tests von Sigg (pers. Mitt.) an gefangenen Hamadryas-Einmanngruppen in kleinen Gruppenkäfigen. Das neue Futter wurde dort entweder von einem Jungtier oder von einem peripheren (meist auch alten) Weibchen zuerst gefressen. Die Beobachtungen an freilebenden, von Menschen regelmässig gefütterten Japanmakaken (Azuma 1973, Itani and Nishimura 1973, review) ergeben ein komplexes Gesamtbild mit grossen Unterschieden zwischen Gruppen in der "Offenheit" gegenüber neuem Futter und in der Identität der "Futterprobier-Tiere". Für unsere Fragestellung am wichtigsten sind die Befunde, dass neues Futter, welches zuerst von zentralen, adulten Tieren gefressen wird, sich sehr schnell in der ganzen Gruppe verbreitet, während durch Juvenile und Periphere "probiertes" Futter viel langsamer akzeptiert wird. Die jungen Japanmakaken lernen das Spektrum ihres natürlichen Futters weitgehend im Verlauf des ersten

Lebensjahres in engstem Kontakt mit ihrer Mutter kennen. In dieser Zeit wird gefressen, was die Mutter frisst und gemieden, was die Mutter meidet; auch später ist die Tendenz gross, Futter zu meiden, das die Adulten prüfen, aber nicht fressen. So konnte es in gewissen Gruppen vorkommen, dass ein neues Futter über ein Jahr lang nicht akzeptiert wurde. Stark ausgeprägt scheint eine solche "Konservativität" bezüglich Futter bei freilebenden Schimpansen zu sein, wo auch eine starke Bindung des kindlichen Futterlernens an das Mutter-vorbild beobachtet wurde (Lawick-Goodall 1973). Strum (1975 b) berichtete von einer häufig jagenden Savannenpaviangruppe, dass ausgelegte Fleischstücke von Beutetieren nicht angerührt wurden, wenn nicht zuvor ein Gruppenmitglied davon gefressen hatte. Neben dieser "ansteckenden" Wirkung des Meidens, wurden vereinzelt gegen Fressversuche von Kindern und Juvenilen auch Interventionen von Müttern oder ranghöheren Männchen beobachtet (Fletemeyer 1978, Lawick-Goodall 1973, Kawamura 1965, zit. in Frisch 1968). Diesem sozial induzierten Meiden von neuem Futter steht einerseits die erhöhte Explorativität der juvenilen Gruppenmitglieder (vgl. Kap. 5.2) gegenüber, die sich auch auf neues Futter bezieht, und andererseits die starke "Interessefokus"-und Vorbild-Wirkung von Gruppenmitgliedern, welche neues Futter (vorsichtig) probieren. Letzteres wurde auch in Laborversuchen mit Rhesus- und Patasaffen nachgewiesen, wo sowohl zwischen Juvenilen als auch zwischen Adulten, vorher gemiedenes Futter (bzw. Fruchtsaft) nach Beobachtung eines Modells akzeptiert wurde (Hall and Goswell 1964, Weisskrantz and Cowey 1963).

Beim Oekosozialverhalten gegenüber neuem Futter erscheint also eine recht grosse inner- und zwischenartliche Variabilität, deren Grundlage ein Wechselspiel von Mechanismen des sozial-induzierten Futtermeidens und des sozial-induzierten Futterannehmens ist. Als "Futterpioniere" können in erster Linie juvenile Tiere auftreten, aber je nach Primatenart, Gruppenkonstellation, Futterpräsentation und -sorte auch alte, periphere und sogar zentrale Adulttiere. Die funktionellen Aspekte dieser Variation scheinen mit noch nicht vollständig verstanden zu sein, obwohl es für Teilbereiche plausible Erklärungen gibt (vgl. Fletemeyer 1978, Itani and Nishimura 1973, Kummer 1971).

Die Frage der Regulation, die uns hier besonders interessiert, ist bisher nicht direkt untersucht worden, aber die vorliegenden Beobachtungen erlauben indirekte Aussagen dazu. Sie ist eigentlich in zwei Fragen aufzuteilen, da zwei (gegenläufige) Oekosozialverhalten mit Gruppenfunktion reguliert werden können: "Futterprobieren" (als Vorbild zum Annehmen neuen Futters) und "Futterablehnen" (als Vorbild und eventuell Kontrolltier, durch Interventionen gegen potentielle Futterprobierer). In freilebenden Primatengruppen sind normalerweise für beide Funktionen mehrere

"Anwärter" vorhanden. Als Vorbild- und Kontrolltier beim "Futterablehnen" wirkt bei Jungtieren in erster Linie ihre Mutter, später vermutlich ein hochrangiges Adulttier. Ein Ausfall dieser Tiere kann nicht ohne weiteres ersetzt werden und bewirkt weit mehr als nur den Wegfall dieses Oekozosialverhaltens; es erscheint deshalb auch sehr unwahrscheinlich, dass eine soziale Auswahl von Ersatztieren gerade im Hinblick auf diese Funktion stattfindet. Wieweit als Vorbild-Tier beim "Futterprobieren" sich ein Gruppenmitglied spezialisiert, sich also eine echte "Futterprobier"-Rolle herausbildet, wie ich das ansatzweise bei den Meerkatzen beobachtete, ist meines Wissens bisher bei keiner Primatenart dokumentiert worden. Es ist anzunehmen, dass eine solche Rolle unter natürlichen Bedingungen reguliert würde; die Auswahl des Ersatztieres dürfte dabei von verschiedenen Faktoren, in erster Linie jedoch von der Gruppenzusammensetzung abhängen.

Problemlösungssituationen mit Futterbelohnung:

Das bei den Weisskehlmeerkatzen mehrfach beobachtete Differenzierungsmuster, wo ein dominantes Tier lernt, auf die "Früchte der Arbeit" eines - je nach Aufgabe: geschickteren, erfahreneren oder mutigeren - inferioren "Problemlösers" zu warten, statt sich selbst mit dem "Problem" näher zu beschäftigen, scheint bei Primaten ziemlich verbreitet vorzukommen; es ist auch bei Schimpansen und verschiedenen Pavian- und Makakenarten sowohl im Freiland wie in der Gefangenschaft beschrieben worden (vgl. S. 95). Zur Regulation bei Wegfall des "Problemlöser"-Verhaltens gibt es keine direkten Untersuchungen. Sie wäre auf zwei Arten möglich; das dominante Tier könnte sich selbst als "Problemlöser" versuchen, oder ein anderes inferiores Tier könnte an die Stelle des ersten treten. Es scheint mir wahrscheinlich, dass eine Regulation zustande kommen kann, dass also dieses Verhalten als (echte) Rolle auftreten kann. Auf welche Weise und durch welches Tier die Rolle übernommen würde, hängt vermutlich stark von der Art des "Problems" und von der Gruppenzusammensetzung ab.

In etwas anders angelegten "Problemlösungs"-Versuchen konnte in zwei ganz verschiedenen Fällen eine Regulationsmöglichkeit nachgewiesen werden. Die Aufgabe bestand bei diesen Versuchen darin, verstecktes Futter (bzw. Wassers) zu finden; durch den Experimentator wurde der Standort des Futters (bzw.

Wasser) jeweils nur einem Gruppenmitglied gezeigt, welches damit zum "Führertier" gemacht wurde. In einer Gruppe juveniler Schimpansen ergab sich mit dieser Methode eine vollständige Austauschbarkeit der "Führer"-Rolle; allerdings waren nicht alle Tiere als Führer gleich beliebt (Menzel 1971 b, 1974). In Mantelpavian-Einmannsgruppen mit je zwei adulten Weibchen, untersuchte Sigg (1980) nach der gleichen Methode die Fähigkeit des zentralen und des peripheren Weibchens, der Gruppe (insbesondere dem adulten Männchen) Wasser zu zeigen. Dabei ergab sich, dass die "Wasserzeige"-Rolle weitgehend an die periphere Position unter den Weibchen gebunden war; die Regulation beschränkt sich somit auf die Möglichkeit der Gruppe die Peripher-Position wieder zu besetzen.

Beim "Plastischachtel-Versuch" mit den Meerkatzen (Versuchstyp a, S. 156) hatte sich ein zweites mögliches Differenzierungsmuster in Problemlösungssituationen gezeigt. Unter mehreren interessierten Gruppenmitgliedern, welche das Problem lösen konnten, entstand eine Konkurrenzsituation, in der sich das ranghöchste Tier nach mehreren Test-Wiederholungen durchsetzte. Die inferioren "Anwärter" schauten zu und erhielten wenig oder keine Belohnung. Die Regulation erfolgte hier durch Wegfall der rangbedingten Hemmung bei Abwesenheit des dominanten "Problemlösers"; als Rolle wäre dieses Oekosozialverhalten aber nicht zu bezeichnen, da keine überindividuelle Funktion ersichtlich ist. Bestätigt wird dieses Ergebnis durch zwei Experimente zum Werkzeuggebrauch bei der "Futterbeschaffung", welche Beck (1973 a, 1976) mit Zoogruppen von Guineapavianen und Schweinsmakaken durchführte. In beiden Gruppen übernahm nach einigen Versuchen das α -Tier die "Futterbeschaffung" und sicherte sich so jeweils auch den Grossteil des Futters. Als das α -Männchen für eine kurze Periode von der Gruppe isoliert wurde, manipulierten die anderen Tiere in Konkurrenz mit dem Werkzeug; nur den Makaken gelang es allerdings, das Werkzeug erfolgreich einzusetzen.

5.5 Zusammenfassende Diskussion der Regulationsmechanismen

Am Anfang dieses Kapitels habe ich eine Reihe von Kriterien formuliert, nach denen verschiedene Formen der "regenerierenden Regulation" auf Gruppenniveau unterschieden werden können. Zu welchen Ergebnissen gelangen wir nun bei der Anwendung dieser Kriterien auf das vorliegende Beobachtungsmaterial? Als erstes ist festzustellen, dass über Regulation und Regulationsmechanismen des Oekosozialverhaltens noch keine systematischen Untersuchungen vorliegen.

In diesem Abschnitt werde ich deshalb vor allem Lücken unseres Wissens aufzeigen und einige vorläufige Hypothesen formulieren. Als Einschränkung ist zudem zu erwähnen, dass diejenigen Bereiche des Oekosozialverhaltens, welche im Kap. 5 bisher nicht in die Untersuchung einbezogen worden sind, auch in dieser Diskussion weggelassen werden; es handelt sich insbesondere um Verhalten bei direktem Konflikt um "Ressourcen", um kooperatives Verhalten und um Verhalten bei der Gruppenführung (die dabei auftretenden Interaktionsformen sind im Kap. 3 besprochen worden).

Im Folgenden betrachten wir den häufigsten und einfachsten Fall von Regulation, wenn der Ausfall eines Oekosozialverhaltens, bzw. -verhaltensträgers direkt die Informierung und Motivierung potentieller "Ersatztiere" zur Folge hat. Dabei interessiert uns zum einen, in welchen Verhaltensbereichen, oder für welche sozialen Positionen in der Gruppe diese Regulationsform überhaupt vorkommt (und wo nicht), und zum anderen, ob und in welcher Art dabei "Nicht-Anwärter" ihren Einfluss, bei der Auswahl des Ersatztieres, geltend machen. Kompliziertere Formen der Regulation können auftreten, wenn andere Gruppenmitglieder schon bei der Informierung und Motivierung potentieller "Ersatztiere" mitwirken (S. 110). Auf diese Fälle gehe ich aber in der Diskussion nicht ein, da zuwenig Material für eine empirische Beurteilung vorliegt.

Aus den in diesem Kapitel dargelegten Beobachtungen geht hervor, dass in vielen Bereichen des Oekosozialverhaltens eine funktionelle Differenzierung ohne soziale Hemm-Mechanismen zustande kommen kann. In den natürlichen, gemischten Gruppen der meisten Primatenarten bestehen offenbar genügend grosse Alters-, Geschlechts- und Individuenunterschiede im Verhalten gegenüber der Umwelt. Dies gilt weitgehend für die Bereiche des Explorationsverhaltens, des Lernens vom sozialen Vorbild, des Verhaltens gegenüber potentiell-gefährlichen Situationen, sowie teilweise des "Problemlösens", des Verhaltens gegenüber neuem Futter und des Verhaltens in Gefahrensituationen.

Soziale Hemmung kann im Oekosozialverhalten auf zwei Arten zustande kommen: durch Dominanz, d.h. als Hemmung des rangtieferen Tieres durch das ranghöhere, und durch "soziale Erschwerung" oder Motivationsreduktion, d.h. als Hemmung

des später oder schwächer aktiven Tieres durch das früher oder stärker mit einer Umweltkomponente interagierende Tier. Für beide Arten der Hemmung ist der typische (und vermutlich auch der ursprüngliche) Kontext des Auftretens eine Konfliktsituation um eine lokalisierte, nicht gemeinsam nutzbare "Resource" (Interaktionen des Grundmusters 1.5 und 1.6 in unserem Inventar, vgl. S. 53 ff.). Dies ist wohl die meistuntersuchte Form von Oekosozialverhalten überhaupt und wir gehen hier nicht darauf ein (vgl. dazu Kap. 6.1). Wieweit haben nun diese sozialen Hemmungen, über die unmittelbare Wirkung einer Konfliktlösung in der direkten Konkurrenzsituation hinaus, eine weitere Bedeutung für die Differenzierung und Regulation des Oekosozialverhaltens? Wir betrachten zuerst Regulationsformen, wo vermutlich die zweite Art der Hemmung beteiligt ist, um abschliessend auf die Regulation von rangbedingt gehemmtem Oekosozialverhalten einzugehen.

Unter dem in diesem Kapitel diskutierten Beobachtungsmaterial findet sich kein klares Beispiel von nicht-rangbedingter Hemmung (und entsprechender Regulation) im Oekosozialverhalten. Für drei Verhaltensbereiche gibt es aber immerhin Hinweise auf solche Hemmungen. Das gilt einmal für das "social vigilance"-Verhalten. Ein oder mehrmalige "Ablösung" eines wachsamem Tieres auf einem Ausguckplatz, während die anderen ruhig frassen oder sich langsam zurückzogen, ist verschiedentlich bei Savannenpavianen beobachtet worden (Hall 1960, Maxim and Buettner-Janusch 1963, Stoltz and Saayman 1970). Momentane (nicht-rangbedingte) Hemmung der "social vigilance"-Tendenz weiterer Tiere, solange ein Gruppenmitglied "auf Ausguck" sitzt, scheint mir dafür die beste Erklärung zu sein. Eine weitere Spezialisierung mit einem einzelnen Tier als "Hauptaufpasser" scheint auf dieser Basis möglich, ist aber bisher meines Wissens nur für α -Männchen (s. unten) beschrieben worden. Als zweiter Bereich ist das Oekosozialverhalten in "Problemlösungssituationen" zu erwähnen. Wir haben gesehen, dass sich dabei oft eine Differenzierung in aktivere und erfolgreichere Tiere und in passivere Tiere, die vom Erfolg der aktiveren "Problemlöser" profitieren, ergibt. Durch Ausbildung einer Erwartung gegenüber dem (oder den) "Problemlöser"-Tier(en), können die weniger aktiven Tiere ganz in ihrer eigenen "Problemlösungs"-Aktivität gehemmt werden (vgl. Kap. 4.2, S. 95), soweit, dass sie unter Bedingungen des erschwerten Futtererwerbs immer vom Erfolg

der Aktivität der "Problemlöser" zu profitieren versuchen werden. (In Fällen, wo nur Dominante vom Erfolg rangtieferer "Problemlöser" profitieren können, wäre auch diese Hemmung indirekt rangabhängig.) Regulation der "Problemlöser"-Rolle würde also in dieser Weise durch die Aktivierung eines vorher gehemmten Tieres zustande kommen. In den schon erwähnten "Wasserzeige"-Experimenten von Sigg (1980) mit Mantelpavianen ergaben sich klare Hinweise für eine solche Hemmung des "Problemlösungsverhaltens" beim zentralen, (meist ranghöheren) α ; zudem konnte experimentell in einigen Fällen eine Regulation, bzw. Uebernahme des "Wasserzeige"-Verhaltens erreicht werden, indem das zentrale α an die Periphere gedrängt wurde. Mir sind sonst keine Beobachtungsbeispiele dazu bekannt¹; hier scheint mir ein Ansatzpunkt für gezielte, weitere Untersuchungen zu liegen. Der dritte Bereich, schliesslich, wo möglicherweise nicht- rangbedingte, soziale Hemmungen vorliegen, ist das Oekosozialverhalten gegenüber neuem Futter. Hier sind die Hinweise nur indirekt, und zur Regulation liegen keine Beobachtungen vor; die vorhandene Evidenz ist im Kap. 5.4.2 diskutiert worden. Sie lässt vermuten, dass beim "Futterprobieren" v.a. Juvenile und alte, periphere Weibchen als Rollenträger, bzw. als "Ersatztier" in Frage kommen, während das "Futterablehnen" (mit entsprechenden Interventionen gegen "Probierer") eine Rolle eines adulten (aber nicht unbedingt höchstrangigen) Männchens sein könnte.

Die folgenden funktionellen Ueberlegungen sollen die Gemeinsamkeit der erwähnten drei Verhaltensbereiche hervortreten lassen und die allgemeine Richtung anzeigen, in die weitergehende Untersuchungen gehen müssten. Wenn durch zusammensetzungsbedingte Motivations- und Eignungsunterschiede in einer Primatengruppe ein Mitglied eine umweltgerichtete Tätigkeit (die ein Einzelner erfolgreich ausführen kann) am häufigsten und/oder erfolgreichsten ausführt, so lernen andere Mitglieder von dessen Wirkung zu profitieren, und dabei auf ihre eigene umweltgerichtete Aktivität zu verzichten. Zu einem Rollenträger kann das aktive Tier so werden,

¹

Strum (1975 b) erwähnt einen Wechsel des "Hauptjäger"-Männchens bei den jägerischen Anubispavianen von Gilgil, welcher möglicherweise nach diesem Mechanismus verlief. Leider reichen ihre Angaben über den Ablauf nicht aus, um dies sicher zu beurteilen.

wenn diese Aktivität ihm (trotz ihrer "Nutzung" durch andere Mitglieder) eine Verbesserung seiner Kosten-Nutzen-Bilanz im Umgang mit der Umwelt bringt (vgl. auch Kap. 6.1). Je stärker rangabhängig dabei die Möglichkeiten der anderen Mitglieder sind, von diesem Rollenverhalten zu profitieren, desto eher ist zu erwarten, dass auch die Regulation (reziprok) rangabhängig erfolgt. Ein Einfluss von "Nicht-Anwärtern" bei der Etablierung des (oder der) Rollenträger(s) scheint nach funktionellen Überlegungen am ehesten möglich zu sein, indem sie ihr "Nutzungs"-Verhalten selektiv auf bestimmte (ihren Interessen günstigste) Tiere ausrichten. In seinen "Führungs"-Experimenten konnte Menzel (1973, 1974) unter juvenilen Schimpansen eine solche "Beliebtheitsrangordnung" der verschiedenen Tiere als "Führer" feststellen, bei der (neben der Vertrautheit) die Bereitschaft des "Führers", gefundenes Futter zu teilen, entscheidend war. Beobachtungen aus natürlich zusammengesetzten Gruppen fehlen jedoch auch hier.

Schliesslich ist noch die Bedeutung von direkt rangbedingten Hemmungen im Oekosozialverhalten, über die erwähnte Konfliktlösung in Konkurrenzsituationen hinaus zu diskutieren. In der Übersicht über unser Material tritt ein Komplex von Oekosozialverhalten hervor, der mit der α -Stellung eines adulten Männchens verbunden ist. Am klarsten ist der Zusammenhang mit der α -Position¹ in den Einmann-Gruppen der Meerkatzen²; aber auch in vielen Primatenarten mit mehreren zentralen, adulten Männchen in den gemischten Gruppen wurde dieselbe Tendenz festgestellt. Diese Zusammenhänge sind im Kap. 5.2.2 diskutiert worden; hier wollen wir nur auf die Frage der Regulation eingehen, die in diesem Fall als Frage der Dynamik der Neubesetzung einer α -Position zu stellen ist. Neben diesem klar identifizierbaren Regulationssystem ist auch das Oekosozialverhalten von Gruppenmitgliedern in einer peripheren Gruppenposition zu erwähnen.

¹ Wenn nur ein adultes Männchen in der Gruppe lebt, muss dieses, wie das Beispiel der Patasaffen zeigt, nicht unbedingt dominant über die Weibchen sein, solange es von diesen geduldet wird.

² In den Einmanngruppen der Colobiden scheinen die Verhältnisse im Prinzip gleich zu sein. Ich konzentriere mich in dieser Arbeit aber auf die Cercopitheciden.

Soweit diese Tiere durch die zentralen, dominanten Gruppenmitglieder an die Peripherie gedrängt werden (diese also nicht aus eigener Absonderungstendenz aufsuchen), ist auch ihr positionstypisches Oekosozialverhalten und dessen Regulation indirekt rangabhängig. Zur Diskussion dieser Thematik verweise ich auf die schon früher erwähnte Untersuchung meines Kollegen Hans Sigg (1980).

Wie steht es nun bei der (Neu)-Besetzung einer α -Position mit dem Einfluss von Gruppenmitgliedern, die selbst nicht "Anwärter" auf diese Position sind, aber vom Verhalten des α -Männchens ebenfalls betroffen sind? Bei einigen Primatenarten ist eine direkte Beteiligung von Weibchen an den Auseinandersetzungen bei einem "Alpha-Wechsel" beobachtet worden (Macaca nemestrina: Bernstein, 1969; M. fuscata: z.B. Koyama, 1970; M. fascicularis: Schenkel, pers. Mitt., und eig. Beobachtungen; Cercopithecus ascanius schmidtii: Struhsaker, 1977).

Mit gezielten Beobachtungen liessen sich vermutlich weitere Beispiele finden, denn die Rolle der adulten Weibchen bei der Wahl ihrer Geschlechtspartner scheint bisher allgemein unterschätzt worden zu sein (Bernstein 1976, Kummer et al. 1978, Sigg, pers. Mitt.). Die bisherige Evidenz deutet jedoch darauf hin, dass der Einfluss der Weibchen v.a. nach Verwandtschaft (und ev. Sexualbindung) erfolgt, nicht nach Kriterien der oekosozialen Eignung. Als allgemeine Eigenschaften dominanter Männchen sind festgestellt worden: Selbstsicherheit (meist durch Aufwachsen als Kind einer hochrangigen Mutter), Sozialität (enge Bindung zu vielen Tieren beider Geschlechter), "soziale Intelligenz" und corticale Verhaltenskontrolle (Taktik, Uebersicht, Timing), gute physische Kondition, spezifische Motivation ("Rangstreben") (z.B. Bernstein 1976, Riss and Goodall 1977).

Oekosoziale Qualitäten eines α -Männchens werden offenbar nur soweit begünstigt, als sie mit diesen sozialen Dominanzqualitäten gekoppelt sind. Letztere scheinen eine gute Voraussetzung für erfolgreiches Verteidigungsverhalten zu sein, sowohl gegenüber Raubfeinden (incl. Mensch), wie auch gegenüber gruppenfremden, eindringenden Männchen. Die Motivation eines α -Männchens, diese Qualitäten wirklich in der Verteidigung einzusetzen, ist damit allerdings noch nicht gesichert. Für die anderen erwähnten Oekosozialverhalten des α -Männchens scheint ein

Zusammenhang noch weniger gegeben. Wir gelangen also zum vorläufigen Schluss, dass die oekosozialen Qualitäten eines α -Männchens nicht (oder nur indirekt und teilweise) unter Beteiligung von "Nicht-Anwärtern", nämlich adulten Weibchen, ausgelesen werden. Soweit dieses Oekosozialverhalten den Jungtieren in der Gruppe zugute kommt, wäre ein solcher Weibchen-Einfluss nach der Theorie der sexuellen Selektion aber eigentlich zu erwarten (oder jedenfalls möglich), insbesondere bei Primatenarten in Einmann-Gruppen-Organisation. Weitere Untersuchungen in diese Richtung erscheinen also lohnend.

5.6 Zusammenfassung

Differenzierung und Regulation des Oekosozialverhaltens im Rahmen der Gruppe werden in drei Hauptbereichen der Auseinandersetzung mit der Umwelt untersucht: Verhalten gegenüber potentiell- oder aktuell-gefährlichen und -bedrohlichen Umweltsituationen, Verhalten gegenüber unbekannten Objekten ("novel objects") und schliesslich Verhalten gegenüber neuem Futter oder erschwert-zugänglichem Futter ("Problemlösungs-Situation"; richtiges Ausführen einer Manipulation oder Ueberwinden eines ängstigenden Hindernisses gefordert) oder neuem Futter.

Aus meinen Beobachtungen und Experimenten an der Ein-Mann-Gruppe von Weisskehlmeerkatzen ergaben sich zu diesem Fragenkreis folgende Hauptresultate. Nach Wegnahme des α -Männchens konnte sich ein vorher inferiores, subadultes Männchen schrittweise als neues α -Tier etablieren; im Verlauf dieses Prozesses begann es nach und nach im Oekosozialverhalten alle Besonderheiten des alten α -Männchens zu zeigen. Zur Erklärung der Reihenfolge des ersten Auftretens dieser Oekosozialverhalten - die überwiegend in den Funktionskreis der Abwehr von äusseren Gefahren und fremden Männchen gehören - werden zwei unterschiedliche soziale Hemmungen und ein Mechanismus sozialer Aktivierung postuliert. Ein altes Weibchen reagierte besonders stark mit Alarmschreien auf potentiell-bedrohliche Aussenreize, was sich als Ausdruck einer allgemeinen Gespanntheit und Unsicherheit wegen ihrer Stellung als "Prügelknabe" in der Gruppe erklären liess; nach ihrem Tod entwickelte sich kein anderes Tier in dieser Weise zum "Haupt-Alarmierer" der Gruppe. Beim gemeinsamen Explorieren ergaben sich

deutliche Aktivitätsunterschiede, aber der Ausfall des "Haupt-Erkunders" wurde nicht reguliert; die Beobachtungen und Experimente zeigten, dass beim Oekosozialverhalten gegenüber "novel objects" soziale Anregung eine wichtige, soziale Hemmung jedoch eine geringe Rolle spielt. Das schon erwähnte alte, periphere Weibchen erwies sich neuem Futter gegenüber als "Haupt-Probierer"; in ihrer Abwesenheit zeigten die Juvenilen eine Tendenz zum "Futterprobieren", wurden aber zum Teil vom α -Männchen daran gehindert. Versuche, bei denen eine Futterbelohnung für die Tiere erst durch eine richtige Manipulation oder durch richtigen Umgang mit einem ängstigenden Hindernis zugänglich wurde ("Problemlösungs-Situation"), konnten wegen zu starker Spannungen in der Gruppe nicht im geplanten Ausmass durchgeführt werden. Nach den vorliegenden Resultaten scheinen sich in solchen Situationen, je nach Belohnungsverteilung, unterschiedliche Formen der Differenzierung in einen "Problemlöser" und abwartende "Nicht-Problemlöser" zu ergeben. Falls aus der Aktivität des "Problemlösers" keine oder wenig Belohnung für die Anderen abfällt, versuchen diese, selbst die "Problemlösung" zu lernen, und es ergibt sich eine Konkurrenzsituation, mit Differenzierung und Regulation des "Problemlöse"-Verhaltens nach Dominanzrang; fällt andererseits den "Nicht-Problemlösern" ein Grossteil der Belohnung zu, so entwickeln diese eine Taktik des "Beobachtens und Profitierens" gegenüber dem "Problemlöser". (Regulation wurde in diesem Fall nicht untersucht, wäre aber zu erwarten.)

Im Vergleich mit Beobachtungen über andere Primatenarten - die oft im Zusammenhang mit anders ausgerichteten Untersuchungen gemacht wurden - ergibt sich für diese Resultate (mit zwei Ausnahmen) eine Bestätigung; kein Vergleichsmaterial liegt zur hypothetischen Erklärung der Abfolge neuauftretender Oekosozialverhalten beim neuen α -Männchen vor, und nirgends beobachtet wurde eine besondere "Alarmierungs"-Tendenz eines tiefrangigen, alten Weibchens - dabei handelt es sich wohl um einen Gefangenschafts-"Artefakt".

Aus systemtheoretischen Ueberlegungen zum Regulationsablauf ergeben sich eine Reihe von Kriterien, nach denen bei Primaten, die gruppendynamische Prozesse bei der Uebernahme bestimmter (ev. positionstypischer), in der Gruppe ausgefallener Oekosozialverhalten durch "Ersatztiere", bzw. "Anwärter", beurteilt werden können. So ist insbesondere nach dem Vorliegen sozialer Hemmungen

und nach der Beteiligung von "Nicht-Anwärtern" in den einzelnen Phasen des Regulationsablaufs zu fragen. Die Diskussion des Beobachtungsmaterials, das bisher von Cercopithecoiden über die hier untersuchten Hauptbereiche des Oekosozialverhaltens vorliegt, im Hinblick auf diese Fragen zum Regulationsablauf, zeigt viele Wissenslücken auf (v.a. in Bezug auf freilebende Populationen). So findet sich in diesem Material kein klares Beispiel von nicht-rangbedingter Hemmung im Oekosozialverhalten und entsprechender Regulation; positive Hinweise darauf gibt es immerhin für das Ueberwachen potentieller Gefahrenquellen und für das Oekosozialverhalten gegenüber neuem Futter, sowie in "Problemlösungs-Situationen". Für einen Komplex von Oekosozialverhalten, der mit der α -Position eines adulten Männchens verbunden ist, lässt sich bei mehreren Primatenarten soziale, rangbedingte Hemmung nachweisen. Eine Beteiligung von Weibchen, also "Nicht-Anwärtern", an den Auseinandersetzungen bei einem Wechsel des α -Männchens ist auch beobachtet worden; ihr Einfluss erfolgt jedoch offenbar nicht nach Kriterien der oekosozialen Eignung der "Anwärter"-Männchen, was nach Selektionsüberlegungen in gewissen Fällen vorteilhaft wäre. Hier, wie auch in einigen anderen Bereichen, wird die Richtung für gezielte weitere Untersuchungen gezeigt.

6. UEBERLEGUNGEN ZUR PHYLOGENESE

6.1 Wie evoluiert Oekosozialverhalten?

Die Frage nach der stammesgeschichtlichen Entwicklung darf in einer biologischen Verhaltensstudie nicht fehlen. In diesem Kapitel werde ich darlegen, wieweit diese Arbeit - obwohl ihr Schwerpunkt ja auf der Untersuchung von unmittelbaren Ursachen und Wirkungen der Verhaltensdifferenzierung liegt - auch einen spezifischen Beitrag zum Verständnis der Verhaltensphylognese leisten kann.

Das mächtige Aufkommen soziobiologischer Theoriebildung in den letzten Jahren hat auch für die evolutive Erforschung des Primatensozialverhaltens neue Impulse gebracht. Das Interesse wurde dadurch - etwas einseitig - auf Fragen nach Verhaltensstrategien der Fitnessmaximierung unter Konkurrenzbedingungen konzentriert. Die zentrale Grundannahme der Soziobiologie - nach Wrangham (1979) "the single acceptable tenet of evolutionary analysis" - ist, dass sich Individuen (unter Bedingungen der natürlichen Selektion) so verhalten, dass sie ihre "inclusive fitness" maximieren; das Ueberleben des Individuums ist somit nur ein Mittel um seine Gene maximal zu verbreiten. Aufbauend darauf lassen sich nun Strategien der Fitnessmaximierung für verschiedene Tiere und Tiergruppen herleiten, so auch für Primaten. Wenn man von genügend vereinfachten Annahmen über die Biologie der untersuchten Tiere ausgeht, ist es möglich durch strenge Folgerung ("strong inference", Wilson 1975) zu einem Satz von prüfbaren "Voraussagen" über ihre theoretisch optimale Sozialorganisation zu gelangen (vgl. Kap. 1.1, S. 4 ff.).

Das bisher wohl konsequenteste derartige Modell in der Primaten-Verhaltensforschung hat Wrangham (1979) für Menschenaffensozietäten formuliert. Sein Ausgangspunkt ist, neben dem "tenet of evolutionary analysis", eine Herleitung der kritischen Konkurrenzfelder für die Fitnessmaximierung. Die beiden Geschlechter werden dabei im Anschluss an Williams (1966) und Trivers (1972) getrennt, "wie zwei verschiedene Arten", betrachtet, und die intrasexuelle Konkurrenz wird als letztlich allein entscheidender Faktor für die Evolution der Fitness-

strategie angesehen, da nur intrasexuell die Konkurrenz direkt um den Fortpflanzungserfolg geht. Selektive Einflüsse durch Raubtierdruck oder durch Parasiten- und Krankheitsbefall werden bewusst, als zweitrangig, vernachlässigt. Ausgehend von diesen Annahmen lassen sich nun die hochintelligenten und differenzierten Menschenaffen als "Ueberlebensmaschinen" betrachten, die untereinander um die Ausbreitung ihrer Gene kämpfen: die Weibchen konkurrieren dazu im Wesentlichen um die besten Futterquellen, während die Männchen um den Zugang zu fertilen Weibchen konkurrieren. Mit diesem Modell - ergänzt durch einige Annahmen über die Ernährungsbedürfnisse und ihren Zusammenhang mit der Körpergrösse, und über die Lokomotionsfähigkeit - kann Wrangham eine ganze Reihe von empirisch festgestellten Angaben zum Verhalten und zur Sozialorganisation der Menschenaffen zusammenhängend erklären. Andererseits stimmen aber einige der "Voraussagen" nicht mit den beobachteten Tatsachen überein; insbesondere passt die Sozialorganisation der Gorillas nicht recht ins Modell. Wrangham versuchte dies durch einige Zusatzannahmen im Rahmen seines Modelles zu erklären.

Am Beispiel dieses Evolutionsmodells zeigt sich eine grundsätzliche Schwierigkeit soziobiologischer Theoriebildung. Nach dem erkenntnistheoretischen Selbstverständnis der naturwissenschaftlichen Methode sollte die Entwicklung von falsifizierbaren (Vor-) Aussagen über die Realität ja der Ueberprüfung der Güte der theoretischen Grundannahmen (Modell, Hypothese) dienen, aus denen sie abgeleitet sind (z.B. Dobzhansky et al. 1977). Ideal wäre als "kritischer Test" eine Gegenüberstellung zweier sich gegenseitig ausschliessender Voraussagen, die aus zwei alternativen theoretischen Modellen abgeleitet sind. Die Grundannahmen der Soziobiologie werden nun aber aus der Populationsgenetik übernommen, und ihre Prüfung für die Primaten, anhand der daraus abgeleiteten Aussagen über das Verhalten dieser Tiere, steht gar nicht mehr zur Diskussion. Ebenso steht es mit möglichen Alternativen zu den weiteren Annahmen im Modell von Wrangham, wie z.B. die evolutive Bedeutungslosigkeit des Raubtierdrucks und der Krankheitserreger für das Sozialverhalten; sie werden zwar erwähnt und kurz diskutiert, aber nicht bis zu prüfbaren Gegenhypothesen und -Voraussagen konkretisiert. Tritt dann auf dem Niveau der prüfbaren (Vor-) Aussagen über das Verhalten ein Widerspruch zu den vorhandenen Beobachtungen auf, so erfolgt die Lösung

durch eine Zusatzannahme auf untergeordnetem Hypothesenniveau; die soziobiologischen Grundannahmen können so gar nicht mehr in Frage gestellt werden.

Eine zweite, speziell beim Studium der Primaten auftauchende Schwierigkeit betrifft nicht nur soziobiologische Erklärungsansätze, sondern alle Theorien zur Verhaltensevolution. Um die "Fitness" eines Verhaltenstyps (oder einer Strategie), festzustellen, d.h. den Beitrag den die Träger dieses Verhaltens zum Genpool der nächsten Generation leisten, genügt es nicht, das Verhalten und seine direkten Wirkungen ein bis zwei Jahre zu beobachten. Für Primaten mit ihrer Langlebigkeit und langsamen Reproduktion sind jahrzehntelange Untersuchungen bekannter Individuen und Population nötig; um wirklich empirische Aussagen über die Fitness (nach Definition der Populationsgenetiker) machen zu können, wäre die Kenntnis ganzer Lebensgeschichten nötig. Vergleichende Untersuchungen des aktuellen Ueberlebenswertes verschiedener Verhaltensvarianten oder die Beurteilung von Verhaltensstrategien durch Erfassen ihrer Kosten und Nutzen sind allerdings auch kurzfristig möglich. Aber auch hier zeigen die neueren Ansätze zur differenzierten Erfassung der "Strategien" von Primaten im sozialen Kontext (Bernstein 1976, Hausfater 1975, Kummer 1978, Kurland 1977 und Kritik durch Altmann 1978), dass sich Kosten und Nutzen einer Verhaltensstrategie oft nicht direkt messen lassen, und dass über die als wichtig erkannten Parameter des Verhaltens und der Fitness noch kaum Daten vorhanden sind.

Aus diesen Gründen möchte ich den vorhandenen soziobiologischen Modellen nicht ein weiteres hinzufügen, sondern statt dessen aus dem Blickwinkel dieser Arbeit heraus die Aufmerksamkeit auf einige in der Evolutions-Diskussion bisher etwas vernachlässigte Fragen und Probleme lenken. Dabei werde ich einerseits die Bedeutung des Oekosozialverhaltens in der Evolution von Sozialsystemen untersuchen und andererseits die Ausbreitungsgrenzen "oekosozialer Strategien" aus systemtheoretischer Sicht beleuchten.

Eine direkte Selektionsbewertung jener Mitgliederattribute von Primaten und jener Verhaltensweisen, welche die Grundlagen ihrer sozialen Beziehungen und Sozialstrukturen bilden, kann nur in Situationen erfolgen, wo ein direkter Vergleich und eine gegenseitige Beeinflussung ihres Finesserfolges stattfindet.

Dies sind Situationen der oekosozialen Interaktion gegenüber Z_a oder der triadisch-sozialen Interaktion gegenüber Geschlechtspartnern (M_k), wobei Z_a , bzw. M_k zu einer der grundlegenden Kategorien von Selektionsfaktoren gehört: limitierendes Geschlecht (bei Primaten: (fertile) Weibchen), Energiequellen (Futter, Wasser), Raubfeinde und gefährliche Tiere, Parasiten und Krankheitserreger, Klimafaktoren. Dyadisches Sozialverhalten (mit Ausnahme der eigentlichen reproduktiven Interaktionen) wird also indirekt selektioniert, indem bewertet wird, wieweit sich damit die Beziehungsformen aufbauen und erhalten lassen, welche die vorteilhaftesten oekosozialen und soziosexuellen Strategien (Interaktionsabfolgen) zulassen.

Das relative Gewicht der verschiedenen Selektionsfaktoren für die soziale Evolution ist noch wenig untersucht worden und wird von verschiedenen Autoren ganz verschieden beurteilt (z.B. Clutton-Brock 1974 vs. Busse 1977, Goss-Custard et al. 1972 vs. Alexander 1974). Freeland (1978) postuliert, dass die Gefahr von Krankheitsübertragungen zwischen Artgenossen viele soziale Verhaltensanpassungen von Primaten selektioniert hat. Da hier der Sozialpartner selbst Träger der Erreger ist, würde dieses dyadisches Sozialverhalten direkt, nicht via Oekosozialverhalten selektioniert. Leider lassen sich viele von Freelands Hypothesen empirisch kaum prüfen, bzw. mit anderen Erklärungsmodellen vergleichen, denn dazu wären verlustreiche experimentelle Studien der Krankheitsverbreitung in Populationen mit unterschiedlichem Sozialverhalten und Gruppenstrukturen notwendig.

Eine energetische Herleitung des gewichtigsten Selektionsfaktors bei den Menschenaffen versucht Wrangham (1979), indem er nach der Entwicklung der Kosten-Nutzen-Bilanz von Konkurrenzverhalten mit zunehmender Akkumulation einer Resource fragt. Die evolutiv gewichtigste Resource ist dann diejenige, deren Kosten-Nutzen-Bilanz, unabhängig davon wieviel schon von ihr akkumuliert wurde, immer die beste bleibt; die Konkurrenzstrategien um diese Resource werden die sozialen Beziehungen gesamthaft prägen. (If there then exists a resource which stays at a higher level of cost-effectiveness however much is accrued, the competitive strategies it induces will determine the overall pattern of social relationships", Wrangham 1979.) Mit diesem Kriterium findet

er, nach Plausibilität und vorhandener Evidenz, als gewichtigste Ressourcentypen für adulte Männchen die fertilen Weibchen und für adulte Weibchen die Nahrungsquellen.

Unabhängig davon, ob man diese Herleitung mit allen dabei gemachten Annahmen akzeptiert, zeigt dieser kurze Ueberblick, dass für das weitere Verständnis der sozialen Evolution ein differenzierter Vergleich des triadischen Sozialverhaltens (gegenüber adulten Weibchen) und des Oekosozialverhaltens (gegenüber verschiedenen Z-Situationen) sehr wichtig sein wird. Leider gibt es noch sehr wenige vergleichende Beobachtungen; meist werden die Differenzierungsmechanismen nur im (triadischen) sozialen Kontext untersucht. Einige Beispiele sollen aber doch zeigen, dass offenbar verschiedene Differenzierungsmechanismen und -grundmuster in beiden Bereichen angewendet werden können. Regelung des Zutritts zu einer Resource nach Dominanzrang ist ein Mechanismus (Grundmuster 1.5) der offenbar in beiden Bereichen funktionieren kann; ♂♂ - Rangordnungen im Zutritt zu fertilen Weibchen sind bei Primaten oft, aber nicht immer, korreliert mit Futter-Rangordnungen (Bernstein 1970, Jolly 1972). Mantelpavian-Männchen zeigen in experimentellen Entscheidungssituationen einen Mechanismus der Respektierung von Prioritätsansprüchen des "Besitzers" (Grundmuster 1.6) sowohl von adulten Weibchen (Kummer et al. 1974) als auch von Futter (Falett 1975). Schimpansen-Männchen andererseits zeigen dieses Grundmuster offenbar nur im oekosozialen Kontext (Anerkennung des "Besitzers" von Beutefleisch-Stücken), aber nicht bei Konkurrenz um ein oestrisches Weibchen (Tutin 1975, Van Lawick-Goodall 1975). Verteidigung von heftig schreienden Jungtieren schliesslich (Grundmuster 1.8/2.8); die Bedrohung des Jungtieres kann von Raubtieren, Menschen oder Gruppenmitglieder her kommen, die Verteidigung eines schreienden Kindes scheint in allen Fällen in gleicher Weise zu erfolgen.

Lässt sich aus solchen Vergleichen - wenn einmal genug Beobachtungsmaterial für systematische Vergleiche vorhanden ist - empirisch feststellen, in welchem Bereich ein bestimmtes Grundmuster zuerst evoluiert worden ist? Mit dem vorhandenen Vergleichsmaterial lassen sich noch keine sicheren Aussagen machen. Diese Frage lässt sich aber mit zwei methodischen Ansätzen untersuchen. Einmal müsste ein differenzierter Vergleich zeigen, ob die Kosten-Nutzen-Bilanz dieses

Verhaltens (für das evolutionsmässig stärker interessierte Mitglied) im oekosozialen Kontext oder im triadisch-sozialen Kontext besser ausfällt. Annahme ist dabei, dass im primären Evolutionskontext die Adaption besser sei als in den Bereichen, auf die das Muster sekundär übertragen wurde. Zum zweiten kann die systematische Verbreitung des untersuchten Grundmusters in der Verwandtschaftsgruppe einer Tierart vielleicht den ursprünglichen Evolutionskontext sichtbar machen. Annahme dabei ist, dass der weitest verbreitete Anwendungskontext des Verhaltensmusters sein Evolutionskontext sei.

Eine systemtheoretische "Strategieforschung" stellt die dynamische Gleichgewichtserhaltung im untersuchten System ins Zentrum. Veränderungen im Sozialsystem, auch evolutive Veränderungen, werden immer auch unter dem Aspekt der Stabilisierung und Regulation von Systemparametern betrachtet. Als wesentlich erscheint deshalb die Frage nach den "Grenzen des Wachstums" von oekosozialen Strategien der Fitnessmaximierung. Wieweit ist die Ausbreitung einer oekosozialen Strategie S_i des Mitglieds M_i "beziehungsimmanent" (also nicht durch zusätzliche, beziehungs-fremde Faktoren) begrenzt, durch ihre Abhängigkeit vom Verhalten (von der Strategie S_j) des Partnermitglieds M_j . Konkret muss sich diese Abhängigkeit durch häufigkeitsabhängige Selektion manifestieren, d.h. dadurch, dass der Fitnesserfolg der Strategie sich in Abhängigkeit von ihrer Häufigkeit in der Population vermindert. Da oekosoziales Verhalten ja definiert ist als partnerbeeinflussendes und/oder -beeinflusstes Verhalten gegenüber definierten Umweltsituationen, wäre zu vermuten, dass alle oekosozialen Strategien abhängige Strategien sind, und sich deshalb nicht vollständig in der Population durchsetzen können.

Eine genauere Betrachtung zeigt nun, dass es verschiedene Formen der Abhängigkeit gibt, welche zu je verschiedenen Graden der Ausbreitungsbegrenzung der betreffenden Strategien führen können. Der Erfolg einer Strategie S_i kann entweder nur indirekt (durch die Kosten des M_j -Verhaltens für M_i) oder indirekt und direkt (durch die Kosten und Nutzen des M_j -Verhaltens für M_i) vom Verhalten der anderen Gruppenmitglieder abhängen. Auch das Ausmass der Abhängigkeit kann in beiden Fällen variieren; dies soll weiter unten noch im einzelnen dargestellt werden. (Absichtlich weggelassen habe ich hier die Fälle, wo M_j für M_i eine "Resource" (im engeren Sinn) darstellt, indem M_i durch Interaktion mit M_j direkt, ohne

Einfluss von Z, seine Fitness steigern kann; also z.B. wenn ein Kind (M_1) an der Brust seiner Mutter (M_2) saugt, und damit von dieser Nahrung erhält. In diesen Fällen handelt es sich nicht um Oekosozialverhalten, sondern um dyadisches Sozialverhalten.)

Bevor diese Aussagen nun begründet und weiter ausgeführt werden können, muss ich einen theoretischen Ansatz erwähnen, der eine präzisere Fassung der hier aufgeworfenen Probleme der Strategie - Abhängigkeit ermöglicht. Für die modellmässige Erfassung der Interaktionsdynamik in einem System, wenn die beste Strategie eines Mitglieds davon abhängt, was die anderen Mitglieder tun, eignet sich die mathematische Spieltheorie. Ursprünglich für die Erforschung politischer und ökonomischer Konflikte in menschlichen Gesellschaften entwickelt - insbesondere für die strategische Erforschung militärischer Konflikte -, wurde die Spieltheorie von systemtheoretisch orientierten Soziologen und Psychiatern (z.B. Rapoport 1966, Watzlawick et al. 1969) auch auf zwischenmenschliche Konfliktsituationen angewendet. Maynard Smith und Price (1973) haben spieltheoretische Berechnungen in einer modifizierten Form in die Evolutionsbiologie eingeführt, um Modelle für optimales Verhalten von Individuen in vereinfachten Konfliktsituationen zu entwickeln.

Maynard Smith (1974) bezeichnet den Mechanismus für die Evolution und Stabilisierung der Verhaltensstrategien in solchen Situationen ausdrücklich als häufigkeitsabhängige Selektion ("frequency-dependent selection"). Sein Konzept der "evolutiv stabilen Strategie" (ESS) ist also direkt für die hier besprochenen Verhaltensweisen relevant. Während andere soziobiologische Theoretiker (Alexander, Dawkins, Hamilton, Trivers) sich für die Selektionsbedingungen beim Beginn der Ausbreitung bestimmter Genotypen, dem Ueberwinden der Schwelle zufälligen Aussterbens, interessierten, und so ein einseitiges Populations-Bild von unabhängigen, sich hart konkurrenzierenden, und nach ungehemmter Ausbreitung strebenden Genen entwarfen, untersucht Maynard Smith mit dem ESS-Konzept die langfristige Stabilisierung individueller Strategien; dementsprechend stellt er die Evolutionsdynamik an der oberen Ausbreitungsgrenze eines Genotyps (in der Population) ins Zentrum der Betrachtung.

So ist denn eine evolutiv stabile Strategie (I) dadurch definiert, dass sie dann erfolgreicher als alle Alternativstrategien (J) sein muss, wenn sie in der Population sehr häufig ist. ("When I is common, it must be fitter than any mutant", Maynard Smith 1976 a,p. 43). Die mathematische Formulierung dieser Bedingung lautet: für alle $J \neq I$, entweder $E_I(I) > E_I(J)$, oder $E_I(I) = E_I(J)$ und gleichzeitig $E_J(I) > E_J(J)$. (Dabei bedeutet $E_I(J)$ den erwarteten (Fitness-)Gewinn eines Spielers, der die Strategie J gegen einen Partner mit Strategie I spielt.) Durch die Erfassung aller möglichen Gewinne und Verluste ("pay-offs" in spieltheoretischer Terminologie) der Spieler mit einem einheitlichen Mass, dem Zuwachs (oder Verlust) an Fitness, und durch die Annahme genetischer Unterschiede zwischen den Strategien ist es möglich, ein heikles Problem der Spieltheorie-Anwendung in der Soziologie elegant zu umgehen. Andererseits ist dadurch die Möglichkeit der empirischen Prüfung solcher Modelle bei Primaten aus den weiter oben erwähnten Gründen sehr beschränkt. Eine zusätzliche Methode ist hier die Computer-Simulation der Strategiemodelle unter verschiedenen "Selektionsbedingungen", um die so gefundenen Resultate mit real beobachteten Daten zu vergleichen. (Die Frage der genetischen Basis solcher Strategien diskutiere ich später, auf S. 182 ff.).

Maynard Smith und seine Mitarbeiter entwickelten mit dieser Methode ESS-Modelle für Situationen der innerartlichen Auseinandersetzung ("contest") und der zwischenartlichen Konkurrenz um eine wertvolle Resource und sie wiesen darauf hin, dass eine analoge Situation bei der Evolution des Geschlechtsverhältnisses vorliege. Mir ist jedoch kein Versuch bekannt, neben den Strategien der kämpferischen und ritualisierten Auseinandersetzung mit Vortritt des Dominanten (oekosoziales Grundmuster 1.5, Tab. V) oder des Ausdauernden ("war of attrition"), und neben der Strategie des Prioritätsanspruchs (Muster 1.6), noch weitere oekosoziale Strategien auf ihre evolutive Stabilität zu untersuchen. Nach dem bisher gesagten ist es evident, dass sich das ESS-Konzept im Prinzip auf alles Oekosozialverhalten anwenden lässt. Meine mathematischen Kenntnisse sind zu rudimentär für eine Formulierung der entsprechenden spieltheoretischen Modelle; ein solches Unterfangen würde auch den Rahmen dieser Arbeit sprengen. Ich versuche aber hier die wichtigsten Zusammenhänge in Worten zu formulieren und weise auf einige Einschränkungen hin, die bei der Anwendung des ESS-Konzeptes auf Primatenverhalten berücksichtigt werden müssen.

In den spieltheoretisch ausformulierten Modellen geht es immer um eine Grundsituation, in welcher M_i für seinen Gewinn ("pay-off") nur indirekt, durch die unterschiedlichen Konkurrenzwirkungen der jeweiligen Partnerstrategien, vom Verhalten von M_j abhängig ist. Wenn die Kosten-Nutzen-Bilanz für $I \times I$ -Auseinandersetzungen ($E_I(I)$) schlechter ausfällt als für $I \times J$ -Auseinandersetzungen ($E_I(J)$), so kann sich eine "reine" Strategie I nicht ganz in der Population – für Primaten ist das die Population der in dieser Sache interagierenden Artgenossen – durchsetzen, ist also definitionsgemäss keine ESS. Evolutiv stabil ist dann eine "Mischstrategie" (M), ein bestimmtes Verhältnis von $I : J$ in der Population (genauer zur "Mischstrategie" auf S. 183). Das Verhältnis $I : J$ wird umso kleiner sein, je grösser $E_I(I) < E_I(J)$, d.h. also je mehr die Konkurrenzwirkung der eigenen Strategie diejenige der Alternativstrategie übertrifft.

In diesen Modellen variieren also die Kosten strategiespezifisch, während der erreichbare Nutzen, unabhängig von der verfolgten Strategie, immer konstant bleibt: der Sieger der Auseinandersetzung kann die Resource nutzen. (In "assymmetrischen" Auseinandersetzungen kann die Resource für die beiden Partner unterschiedlichen Wert haben; dieser wird aber von der Interaktionsstrategie nicht beeinflusst.) Die Maynard Smith'schen Berechnungen zeigen im Prinzip, dass unter "assymmetrischen" Bedingungen der Auseinandersetzung (Unterschiede in Stärke, Motivation, Ressourcenwert) sich jener Strategietyp ausbreitet, durch welchen mit geringstem Risiko (Aufwand, Verletzungsgefahr) den realen Voraussetzungsunterschieden Nachachtung verschafft wird; auch unter symmetrischen Bedingungen breitet sich von fünf möglichen Strategien diejenige am stärksten aus, für welche die Kosten, bei gewährten Siegerchancen, am geringsten sind. Es scheint plausibel, ein solches "Kostensenkungsprinzip" auch für die Evolution anderer Oekosozialstrategien zu postulieren.

Nun gibt es aber einen anderen Typ von Oekosozialinteraktionen, bei denen nicht nur die Kosten, sondern auch die möglichen Nutzen strategiespezifisch variieren. Solche direkt (und indirekt) abhängigen Strategien sind dadurch definiert, dass M_i aus den Oekosozialinteraktionen mit M_j einen direkten (Fitness-) Nutzen zieht, indem M_j Interaktionen mit Z zeigt, deren Wirkung auf Z oder deren Informationen über Z für M_i Nutzen bringt, bzw. für M_i ausnützlich ist. Hier kann, im Gegensatz zu den vorher genannten Fällen, M_i sein Verhalten nur

dann funktionell einsetzen, wenn M_j nicht dasselbe Verhalten zeigt, sonst kommt es zu einem "toten Rennen"; die I x I-Kombination in der Spielmatrix bringt also beiden Spielern nur Kosten, und eine reine I-Strategie kann sich somit nie als ESS durchsetzen. (Auf Fälle in denen der Nutzen für den Partner gegenseitig ist, komme ich noch zu sprechen.) Einige Beispiele von weiter vorn erwähnten Beobachtungen sollen dies verdeutlichen. Wenn ein adultes Pavianmännchen unter einer Akazie die von Weibchen und Jungtieren oben beim Fressen fallengelassenen Futterteile einsammelt und frisst, oder wenn Chico in meinem Futtersack-Versuch (S. 94) immer wieder in gebührendem Abstand wartet, bis die geschicktere Samanga einige Erdnüsschen aus dem Sack herausgefischt hat, und er sich dann ein paar davon schnappen kann (beide Bsp.: Grundmuster 1.7 nach Tab. V), so ist offensichtlich, dass es zu nichts führen würde, wenn nun plötzlich beide "Spieler in diesem Spiel" sich aufs Warten verlegen würden. Ebenso funktioniert ein appellierender Angstruf eines Jungtieres in Gefahr (Muster 1.8 und 2.8) nur, wenn die angerufenen Partner nicht in gleicher Weise auf die Gefahr reagieren. Und auch die Schimpansen in den Menzel-Experimenten, die dem vorher informierten "Führer-Tier" der Gruppe zum Futter folgen (Muster 2.6, 2.7 und 2.9), können nichts als aufpassen und abwarten, wenn das "Führertier" seine Rolle im Spiel nicht spielt, oder gar versucht sie irrezuführen (vgl. Menzel 1974, p. 133 ff).

Anhand dieser Beispiele wird auch deutlich, dass die Kosten und die Nutzen für die beteiligten Mitglieder je nach Interaktionsmuster (und je nach Situation) sehr verschieden sein können. Die durchschnittlichen beiderseitigen Kosten und Nutzen müssten nun aber für jede der verschiedenen möglichen Strategien geschätzt werden, um die spieltheoretischen Modelle zu erstellen, mit denen sich ihre evolutiv stabilen Mischverhältnisse in der Population errechnen liessen. Das wäre ein sehr aufwendiges Unterfangen; ich begnüge mich hier mit dem Hinweis, auf die schon früher erwähnten praktischen Schwierigkeiten, Kosten und Nutzen solcher Verhaltensweisen in vergleichbaren Einheiten (oder gar in Fittesseinheiten) zu erfassen. Hier möchte ich deshalb nur noch allgemeine Aussagen zur Häufigkeitsabhängigkeit in Worten formulieren. Da in dieser Grundsituation das günstigste Verhalten von M_i indirekt (durch die Kosten des M_j -Verhaltens für M_i) und direkt (durch Nutzen aus dem M_j -Verhalten) davon abhängt, was die anderen tun, trägt eine solche "Profiteur"-Strategie mit ihrer

Ausbreitung zweifach zur Verringerung ihres eigenen (Selektions-) Wertes bei; sie wird deshalb in jedem Fall weniger häufig werden können als eine (nur indirekt abhängige) Konkurrenz-Strategie. Im übrigen wird das Ausmass der Ausbreitungsbegrenzung von Strategien dieses Typs variieren je nach ihren Kosten für M_j und nach weiteren Faktoren, welche bestimmen, wieviele Mitglieder eine M_j -Interaktion gleichzeitig nutzen können.

Wenn der Nutzen von M_i direkt auf Kosten von M_j geht, kann man von einem "altruistischen" Verhalten von M_j sprechen. Für die Evolution der M_j -Strategien in solchen "Spiel"-Situationen sind mehrere soziobiologischen Theorien entwickelt worden, die auch einige Aussagen über Ausbreitungsbegrenzungen beinhalten. "Altruistisches" Verhalten gegenüber verwandten Mitgliedern kann sich gemäss Hamilton's Theorie (1964) soweit verbreiten, als der Verwandtschaftskoeffizient (r) grösser ist als der M_j -Kosten/ M_i -Nutzen-Quotient des Verhaltens von M_j . "Altruismus" gegenüber einem eigenen Kind findet zudem seine Grenzen, wo die Kosten für die weiteren Fortpflanzungschancen der Eltern den elterlichen Nutzen durch Förderung dieses Kindes übersteigen (Trivers 1974). Nach meinen obigen Überlegungen ist nun in den Fällen, wo die Verwandtschaftsverhältnisse eine Ausbreitung "altruistischer" Tendenzen auf alle (häufig) interagierenden Mitglieder erlauben, noch eine zusätzliche Einschränkung zu erwarten. Soweit "altruistische" Tendenzen gleichzeitiges Profitieren vom "Altruismus" der Partner ausschliessen oder erschweren, sinkt ihr (Fitness-) Erfolg mit Seltenerwerden der "Nicht-Altruisten", die sich umsorgen lassen; es ist also zu erwarten, dass sich nur kooperativ-altruistisches Verhalten in solchen Gruppen vollständig ausbreiten kann. Bei Strategien des "gegenseitigen Altruismus" ("reciprocal altruism", Trivers 1971) ist aus der Theorie keine Ausbreitungsbegrenzung abzuleiten. Trivers erwähnt nur die Möglichkeit, dass menschliche "Altruisten" durch "subtle cheating" die Gegenseitigkeit ganz wenig zu ihren Gunsten verändern könnten. Eine tierliche Population von "gegenseitigen Altruisten" könnte aber eine geringe Zahl von "Profiteuren" (durch "gross cheating", d.h. keine-Gegenleistung-erbringen) enthalten, auch dann, wenn jeder einzelne "Altruist" nach dem ersten Ausgenütztwerden für den betreffenden "Profiteur" keine Leistung mehr erbringen würde. Nur schnelle Verständigung unter den "Altruisten" über die Identität zu boykottierender "Profiteure" kann dies ganz verhindern; ob nicht-menschliche Primaten dazu fähig sind, scheint mir sehr fraglich. Ein

"altruistisches" Verhalten von M_j ist aber keine notwendige Voraussetzung, damit eine "Profiteur"-Strategie von M_i gegenüber M_j -Z aufkommen kann. Im Prinzip ist in einer permanenten Gruppe von Primaten jede Leistungsverbesserung eines Mitglieds M_j gegenüber Z durch andere Mitglieder ausnutzbar. Wir erwarten, dass sich M_j gegen "Profiteur"-Versuche von M_i zu wehren versuchen wird, wenn dieser nicht ein naher Verwandter ist oder Gegenseitigkeit "verspricht" (wenn also kein Selektionsvorteil für "altruistisches" Verhalten besteht). Wenn aber die Abwehrkosten von M_j die Kosten durch einen "Profiteur" M_i übersteigen, ist die Duldung des letzteren kein "altruistisches" Verhalten; für M_j lohnt sich dann eine verbesserte Z-Nutzung mit einem "Profiteur am Hals" immer noch mehr als ein Verzicht auf diese Verbesserung gegenüber Z. Vor einer evolutiven Deutung von Situationen, wo ein Mitglied vom Oekosozialverhalten des anderen profitiert, durch Verwandtschafts- oder Gegenseitigkeitstheorien, sollte also diese Möglichkeit des "Scheinaltruismus" jeweils abgeklärt werden. Zudem lassen es diese Ueberlegungen als lohnend erscheinen, in allen Fällen, wo nur eines oder wenige Mitglieder ein bestimmtes, offenbar fitnessförderndes Verhalten zeigen, zu fragen, warum nicht mehr, ja alle geeigneten Tiere der Gruppe dieses Verhalten zeigen, und ob unter diesen anderen Mitgliedern vielleicht "stille Profiteure" sind, deren Fitnessgewinn nicht geringer, aber weniger spektakulär ist.

Wir haben bisher, obwohl von Evolution die Rede ist, die Frage der genetischen Basis dieser Strategien nicht näher untersucht; das soll jetzt noch geschehen. Generell ist zu sagen, dass sich die spieltheoretischen Modelle alle auf den Phänotyp, die Verhaltensstrategien beziehen. Gewinne sind eine direkte Folge des Verhaltens im Spiel, und Veränderungen der Strategiehäufigkeiten sind phänotypische Veränderungen. Eine Aussage über evolutive Veränderungen wird erst möglich durch zwei Annahmen, die Maynard Smith ins Modell einführt:

- a) unterschiedliche Strategien basieren auf genetischen Unterschieden und
- b) der "pay-off" dieser "Spiele" ist in Fitness-Einheiten messbar; nur dadurch ist eine differentielle Reproduktion verschiedener Strategien und damit eine evolutive Veränderung der Strategiehäufigkeiten in der Population möglich.

Maynard Smith will ja mit dem ESS-Konzept evolutive Entwicklungen durch häufigkeitsabhängige Selektion (nicht einfach häufigkeitsabhängigen Erfolg und entsprechende Modifikationen der Strategien) unterscheiden. Entsprechend geht er im Modell von (reinen) Strategien mit unterschiedlichem Fitnessgewinn

aus, und gelangt durch häufigkeitsabhängige Selektion zu einem evolutiv stabilen Mischverhältnis der Strategien in der Population. Dies bezeichnet er als evolutive stabile "Mischstrategie", welche auf zwei Arten realisiert werden könne: "We conclude that an evolutionary stable population is either genetically polymorphic, the strategies of individuals being distributed as in equation (1), or that it consists of individuals whose behavior differs from contest to contest as in (1)." (Maynard Smith and Price 1973, p. 17), und in etwas anderer Formulierung: "mixed strategies will be formed in real animal contests either in the form of different animals adopting different tactics(...) or in the form of individuals varying their tactics" (Maynard Smith 1978, p. 142).

Die Entstehung der ersten Realisierungsvariante durch Selektion ist leicht zu erklären. Die zweite Variante wird in allen Publikationen erwähnt, ohne dass genauer untersucht wird, wie eine genetisch monomorphe Population von Individuen mit solchem Misch-ESS-Verhalten durch genetische (nicht modifikatorische) Veränderungen bei höheren Wirbeltieren entstehen könnte. Eine generelle Aussage dazu sei bei geschlechtlich-reproduzierenden Tieren nicht möglich. Es gebe jedenfalls Fälle, wo eine evolutiv stabile Häufigkeitsverteilung "could not be maintained under sexual reproduction with most types of genetic determination." (Maynard Smith and Parker 1976, p. 161). Auf dieses Problem werde ich noch zurückkommen. Zuerst verdient die Bezeichnung der ersten Variante – genetisch polymorphe Population – als evolutiv stabile "Mischstrategie" unsere Aufmerksamkeit; hier impliziert die Verwendung des ESS-Begriffs eine Strategie der Population. (Auch die Ersetzung von "Strategien" durch "Taktiken" im zweiten Zitat (von 1978) deutet darauf hin, ebenso wie die Formulierung, dass bei beiden oben erwähnten Realisierungsvarianten "the population will be at an ESS" (1976a, p. 43)). Dies kann aber kaum die Absicht von Maynard Smith sein, der sich ja sonst immer gegen (implizierte oder explizierte) Gruppenselektionsargumente wendet. Da nun aber in der ersten Variante ganz klar weder eine Strategie der Population noch eine einzelne individuelle Strategie vorliegt, sondern ein stabiles Mischverhältnis von "reinen" Strategien der Individuen einer Population, müsste hier als notwendige Ergänzung zum ESS-Begriff der Begriff des "evolutiv stabilen Mischverhältnisses von Strategien" (ESM) eingeführt werden. Es mag wie eine Wortklauberei aussehen, wenn ich darauf hinweise, dass Maynard Smith diese Einführung des ESM-Begriffs unterlassen hat. Die Sache hat aber einen

tieferen Hintergrund, weshalb ich eher an eine "Fehlleistung" als eine Ungenauigkeit des Autors glaube. Ich vermute, dass Maynard Smith, als individualistisch denkender und argumentierender Populationsbiologe, eine systemtheoretische Implikation der von ihm verwendeten spieltheoretischen Modelle "verdrängt". Der Systemcharakter der Population zeigt sich in der Abhängigkeit der ökosozialen (und soziosexuellen) Strategien ihrer Mitglieder; dem entspricht in der Spielmatrix die Abhängigkeit des jeweiligen "pay-off" eines Spielers von der Strategie seines Partners. Entscheidend für die (evolutive) Stabilität dieses Verhaltens ist deshalb nicht sein Strategie-Aspekt-Verhalten als Mittel zur Fitnessmaximierung im Dienste "egoistischer Gene" –, sondern der Aspekt seiner Mischung in der Population, welche ungleiches, komplementäres Verhalten der konkurrierenden Partner, angepasst an die einzelnen Interaktionssituationen, erlaubt. (In den von Maynard Smith und Mitautoren untersuchten Modellsituationen sind übrigens alle ESS (auch die von ihnen als "rein" bezeichneten, wie "Retaliator" oder "Bourgeois") Strategien, bzw. Strategieverhältnisse, welche eine geeignete Mischung des Verhaltens in der Population im obigen Sinn ermöglichen.)

Zurück zur zweiten ESS-Realisierungsvariante, der genetisch monomorphen Population, und zur Frage der genetischen Determinierung von "gemischten" Strategien. In einer "gemischten" Strategie soll ein Mitglied M_i über mehrere Verhaltensvarianten verfügen können, die es je nach Verhalten und Attributen des Gegenspielers M_j einsetzt. Eine Korrelation zwischen einem Genotyp und einer durch ihn bestimmten Strategie-Variante besteht hier nicht; es wäre aber möglich, dass individuelle Unterschiede in den relativen Wahrscheinlichkeiten, mit denen die verschiedenen Strategie- bzw. Taktikvarianten gezeigt werden, genetisch bestimmt sind. So könnte z.B. ein über alle Altersklassen anhaltender, durchschnittlicher Geschlechtsunterschied im "arousal"-Homöostasepegel bei Affen (Mason 1973; ♂♂ höherer Pegel als ♀♀) im Durchschnitt zu unterschiedlichen Wahrscheinlichkeiten für die Initiativ- und die Zuschauer-"Strategie" beim gemeinsamen Explorieren (Muster 1.7, 2.2 und 2.3 nach Tab. V) führen. Oder die Unterschiede der genetischen Programmierung könnten sich auch auf zwei gegenläufige Altersgradienten für die Wahrscheinlichkeit zweier Strategievarianten beziehen.

Andererseits ist auch eine rein modifikatorische, nur auf phänotypischen Veränderungen beruhende "Evolution" auf eine stabile Mischstrategie hin möglich. Bedingung

dafür ist ein Genotyp, dessen Reaktionsnorm in diesem Verhaltensbereich so breit ist, dass alle erfolgreichen Häufigkeitskombinationen der Strategievarianten gelernt werden können. Ein solcher "plastischer" Genotyp könnte sich z.B. in Populationen mit schnell wechselnden sozialen Rahmenbedingungen (Gruppenzusammensetzung in Bezug auf die relevanten Mitgliederattribute) ausbreiten, wenn das Lernen nach Kriterien erfolgt, die mit dem Fitnesserfolg korreliert sind. Solche Bedingungen scheinen in vielen Primatenpopulationen erfüllt zu sein (Altmann 1979, Dunbar 1979). In einer Population solcher (in einem bestimmten Verhaltensbereich) "plastischer" Genotypen können dann weitere Veränderungen der betreffenden Strategiehäufigkeiten erfolgen, ohne dass es zu genotypischen Veränderungen der Population kommt. Trotzdem ist es möglich, Häufigkeitsverhältnisse günstiger Strategien mit ESS-Modellrechnungen zu errechnen, solange sich Kosten und Nutzen der beobachteten Verhaltensvarianten in Fittesseinheiten messen lassen.

Diese kurzen Darlegungen zeigen deutlich, welchen Schwierigkeiten eine Anwendung des ESS-Modells auf das Oekosozialverhalten der Primaten begegnet. Neben den Problemen mit der "Fitnessmessung" des Verhaltens, erweist sich, wie schwierig die Feststellung der genetischen Basis oekosozialer Strategien für die langlebigen Primaten, mit ihren altersgemischten Gruppen und dem stark verhaltensformenden Einfluss des sozialen Lernens, ist. Gezielte empirische Untersuchungen an Primaten gibt es zu dieser Frage nicht. Es sind nur indirekte Evidenzen vorhanden: aus der Beobachtung der natürlichen Verhaltensentwicklung, aus der Verbreitung und Variation der Strategien, aus dem Verhaltensablauf selbst (Plastizität vs. Automatismus). Es schiene mir deshalb verfrüht, beim jetzigen Forschungsstand für konkrete Fälle Modelle zu entwickeln und daraus Voraussagen abzuleiten. In der Evolution des Oekosozialverhaltens sind so viele Wirkfaktoren in einem komplexen Gefüge vernetzt, dass jeder Modell-Entwerfer Gefahr läuft zum "terrible simplificateur" zu werden.

6.2 Rollendifferenzierung in Primaten- und Menschengruppen

Eine evolutive Betrachtung der funktionellen Verhaltensdifferenzierung in einer Primatengruppe kann auch unter dem Aspekt der Kontrolle erfolgen.

Unter Kontrolle verstehe ich die Möglichkeit von M_j , nach seinen eigenen oder nach übergeordneten Zielen und Bedürfnissen, das M_j -Z-Verhalten zu "formen" (gerichtete Modifikation und Auslösung). Im zweiten Kapitel habe ich dargelegt, dass die Primatengruppe kein hierarchisches System vom Organismustyp darstellt; es lässt sich kein Entscheider-Subsystem (bzw. Kontroll-Subsystem) identifizieren, welches die Aktionen ausführender Subsysteme nach Gruppennormen koordinieren und kontrollieren könnte.

Im folgenden werde ich nun zeigen, dass die Primatengruppe mit dem Erscheinen der Sprachfähigkeit in der menschlichen Stammeslinie zu einem potentiell hierarchischen System geworden ist. Dabei werde ich nicht auf die Frage eingehen, warum und wann die Sprachfähigkeit evolutiv entstanden ist, sondern vielmehr untersuchen, welche Auswirkungen sie als Medium der Kommunikation und des Denkens auf die Möglichkeiten ein- und gegenseitiger Kontrolle im Oekosozialverhalten hat. Damit diese Veränderungen richtig verstanden werden können, muss kurz rekapituliert und ergänzt werden, was in den vorangehenden Kapiteln über die Möglichkeiten der oekosozialen Kontrolle unter nichtmenschlichen Primaten gesagt worden ist.

Am ehesten können wir eine Kontrolle von dominanten Tieren über inferiore erwarten. Die Möglichkeiten des Dominanten bestehen darin (a) jede unerwünschte M_j -Z-Interaktion durch aggressive Intervention zu unterbinden, (b) M_j (durch die eigene Ueberlegenheit) räumlich in eine bestimmte, meist periphere Gruppenposition zu drängen, so dass dieser besonderen Z-Bedingungen ausgesetzt ist, und (c) als Vorbild und Führer (auf der Basis einer "Aufmerksamkeitsstruktur") für M_j zu bestimmen, welche Z-Situationen aufgesucht, bzw. wie auf Z reagiert werden soll. (Diese letzte Möglichkeit kommt zwar häufig, aber nicht ausschliesslich dominanten Tieren (gegenüber inferioren) zu; alte, erfahrene Tiere, auffällig zielgerichtet handelnde Tiere und mehrere gemeinsam handelnde Tiere können in bestimmten Fällen (v.a. in der Bewegungskoordination) auch einen entscheidenden Einfluss auf das Verhalten vertrauter Tiere haben.) Alle erwähnten Möglichkeiten erlauben dem Dominanten nur eine recht beschränkte, v.a. indirekte Kontrolle. Insbesondere gibt eine dominante Stellung einem Affen keine besondere Möglichkeit, seine Gruppenmitglieder, ohne sein eigenes Vor- und Mithandeln, direkt zu bestimmten Handlungen gegenüber Z "aufzufordern". Das ist unter Primaten

nur möglich durch appellierende und spezifische, reaktionsauslösende Signale (Grundmuster 1.8 und 2.8), welche nicht ein Privileg dominanter Tiere sind, sondern vorwiegend von den jungen, inferioren und peripheren Mitgliedern einer Gruppe gezeigt werden. Solche "Aufforderungs-Signale" ermöglichen M_i aber auch nur eine sehr beschränkte Kontrolle des Verhaltes der "aufgeforderten" Tiere (M_j), denn diese steuern im allgemeinen ihre Reaktion nach ihrer eigenen Beurteilung des M_i -Z-Kontextes. Weitere beschränkte und/oder indirekte Kontrollmöglichkeiten finden wir in folgenden Grundmustern der Oekosozialinteraktion (welche in verschiedenen Beziehungen vorkommen können): Muster 1.1/2.1 (gegenseitige Verhaltensstimulierung durch "soziale Erleichterung"), Muster 1.2 (gegenseitige Koordination und Abstimmung des Verhaltens gegenüber Z), Muster 1.6 (Hemmung der M_i -Z), Muster 1.10 (Informationsübermittlung über Z), Muster 2.4 (selektive Verheimlichung von Information über Z durch M_i) sowie Muster 2.3 (Ausmass der Gewährung einer "Sicherheitsbasis" für M_j durch M_i). Bei allen erwähnten Formen der Verhaltensbeeinflussung sind aber sowohl Wirksamkeit der Mittel wie Bereich des kontrollierbaren Verhaltens beschränkt. Ueber die Möglichkeit der Primaten, die verschiedenen Beeinflussungsformen gezielt und willkürlich (taktisch) im kontrollierenden Sinne einzusetzen, ist leider wenig bekannt; was wir wissen stammt meist aus eher anekdotischen Gelegenheitsbeobachtungen (z.B. Angst 1974, Lawick-Goodall 1971, Menzel 1973).

Gesamthaft erscheinen also die Möglichkeiten gegenseitiger Kontrolle des Oekosozialverhaltens bei Affen und Menschenaffen als in mehrfacher Hinsicht eingeschränkt. Trotz des vielgebrauchten Begriffs einer "Dominanzhierarchie" in Primatengruppen sind dominante Primaten weit davon entfernt das Verhalten der inferioren Gruppenmitglieder in der Art eines Kontrollsubsystems eines hierarchischen Systems steuern und regulieren zu können. Eine vollständige Rollendifferenzierung auf der Basis einer Zuweisung aller wichtigen Funktionen an bestimmte Mitglieder, oder einer Aufforderung an geeignete Mitglieder, solche Funktionen auszuführen, durch übergeordnete, dominante "Kontroll"-Tiere ist also in einer Primatengruppe nicht möglich. Zur arbeitsteiligen Menschengruppe mit ihrer reichen Rollendifferenzierung (auch in einfachen Jäger-Sammler-Gesellschaften (z.B. Lee and DeVore 1968)) ist noch ein weiter Weg. Wie war eine solche Weiterentwicklung des funktionellen Differenzierungsmusters von Primatengruppen in Richtung auf eine verstärkte Rollendifferenzierung

und -koordination möglich? Die allgemeine Systemtheorie hat erkannt, dass auf verschiedenen Stufen der Organisiertheit lebender Materie die Entwicklung von Systemen in ähnlicher Weise verläuft; die dabei wesentlichen, sich komplementär ergänzenden zwei Prozesse werden als "progressive Segregation" oder Spezialisierung der Subsysteme und "progressive Zentralisierung" oder Hierarchisierung der Entscheidungen bezeichnet (Bertalanffy 1968, Hall and Fagen 1956). Progressive Spezialisierung in einer Primatengruppe könnte zustandekommen, indem einzelne Mitglieder ihre Eignung für spezifische Ueberlebensfunktionen einseitig (auch körperlich) ausbauen würden; statt zwei morphologisch und verhaltensmässig nicht sehr stark verschiedenen Geschlechts-"Kasten" (wie bei sehr vielen Primatenarten), wäre dann ein stärker nach Einzelfunktionen differenziertes Kastensystem, wie bei vielen sozialen Insekten möglich. Diesen Weg haben die Primaten offenbar nicht eingeschlagen. Eine nicht-physiologische, flexiblere Form der Spezialisierung, die sich nur auf das unterschiedliche Erlernen von Fähigkeiten und Erwerben von kulturellen Attributen zum Umgang mit der Umwelt bezieht, ist aber in allen menschlichen Gesellschaften, bzw. Kulturen, feststellbar. Voraussetzung dazu ist nur einerseits eine Fähigkeit der Mitglieder zum Erlernen auch spezialisierter Handlungen und zur Herstellung kultureller Hilfsmittel (Werkzeuge, Waffen) für die Ausübung spezialisierter Funktionen, und andererseits ein Zuweisungs- und Kontroll subsystem, welches verschiedenen Mitgliedern unterschiedliche Lernmöglichkeiten und Hilfsmittel zuweist und ihre Handlungen koordiniert und kontrolliert.

Damit sind wir wieder beim Problem der beschränkten Kontrollmöglichkeiten der Primaten. Was fehlt im Primaten-Oekosozialverhalten zu einer vollständigen, zentralisierbaren Kontrolle? Mir scheint, das "missing link" sei ein Mechanismus, welcher die Kombination (in einem Tier) der zwei Hauptformen gezielter Verhaltensbeeinflussung erlaubt: fördern, bzw. verstärken spezifischer M_i -Z-Verhalten durch M_i und hemmen, bzw. abschwächen spezifischer M_j -Z-Verhalten. Diese Kombination scheint bei nicht-menschlichen Primaten nur sehr unvollständig möglich zu sein. Dominante Tiere können zwar in ihrem Einflussbereich alles missliebige Z-gerichtete Verhalten inferiorer Tiere (M_j) verhindern, aber im Fordern, bzw. Verstärken spezifischer M_j -Z-Verhalten sind sie limitiert auf Situationen, wo sie selbst vor- oder mithandeln können. Neugeborene andererseits, welche mit ihren Appell-Signalen über die wirksamsten Mittel zum Fordern

und Verstärken spezifischer Partnerverhalten verfügen (allerdings auch auf wenige Verhaltensfunktionen beschränkte Mittel), haben keine Möglichkeit zur spezifischen Hemmung und Abschwächung durch aggressive Intervention. (Primaten sind allerdings bisher noch nicht systematisch mit einer solchen Fragestellung untersucht worden; diese Aussagen sind also provisorisch und müssen durch weitere Beobachtungen geprüft werden.)

Das "missing link" welches die Kombination der beiden Kontrollformen ermöglicht ist - die Sprache! Die Sprache ermöglicht es einem Dominanten, präzise, positive Anweisungen über das auszuführende Oekosozialverhalten der Inferioren zu geben, und ebenso präzise jede Abweichung von dieser Anweisung als "Ungehorsam" zu bestrafen, ihre richtige Ausführung zu loben und zu belohnen. Was unter Pavianen und Schimpansen nicht zu beobachten ist - in einer Gruppe sprechender Primaten ist es möglich: Eine Mutter kann ihr älteres Kind auffordern, ihr eine bestimmte Futterpflanze zu holen (und ihm zugleich noch die möglichen Gefahren auf dem Weg schildern), oder ein dominanter Mann kann einen jüngeren Mann mit einem Beobachtungsauftrag ausschicken, um nachher Meldung erstattet zu bekommen. Soweit es sich dabei um Verhalten handelt, welche ein inferiores Mitglied entgegen eigenen Interessen, für einen Dominanten ausführen soll, ist natürlich auch mit sprachlicher Kommunikation die Kontrolle nicht unbeschränkt, sondern hängt letztlich von den Überwachungsmöglichkeiten ab. Die Sprache erlaubt nun aber auch die Formulierung von überindividuell-verbindlichen (kulturellen) Normen, deren Einhaltung dann nicht mehr nur von einzelnen Dominanten, sondern von allen Mitgliedern dieser Gemeinschaft kontrolliert wird, und deren Internalisierung zudem zu einer "inneren Kontrolle" führt. Nicht nur Erwartungen bezüglich des Oekosozialverhaltens, sondern alle Verhaltenserwartungen in eingespielten Beziehungen, die ja auch bei nichtmenschlichen Primaten eine gewichtige Stabilisierungswirkung haben (vgl. Kap. 4.2), erhalten eine stärker normative Wirkung, wenn der Partner an (sprachlich formulierte) Gruppennormen, d.h. Pflichten in einem gemeinsamen kulturellen Wert- und Moralsystem, appellieren kann. (In diesem Zusammenhang ist daran zu erinnern (vgl. Kap. 2), dass in menschlichen Sozialwissenschaften eine Rolle als ein Satz normativer Verhaltenserwartungen definiert ist.) Eine Gruppe sprechender Hominiden kann also als potentiell hierarchisches System bezeichnet werden. Das Medium der Sprache ermöglicht die Etablierung eines gemeinsamen Entscheidungs- und Kontrollsystems,

da sie (a) ein neues Medium für die Formulierung und Speicherung überindividueller Normen (Sollwerte) darstellt und (b) die Kommunikations-Mittel für eine wirksame Kontrolle des Verhaltens der "ausführenden Subsysteme" liefert. Während in einer Affen-oder Menschenaffengruppe keine vollständige Rollendifferenzierung auf der Basis einer Dominanzrangordnung zustande kommen kann (Kap. 4 und 5), ist dies in einer solchen Hominiden-Gruppe auf der Basis formulierter Verhaltensanweisungen von dominanten Mitgliedern möglich.

Durch diese Möglichkeit zur Bildung einer Kontroll-Hierarchie könnte das Erscheinen der Sprache sogar den Evolutionsmodus in der Menschenlinie verändert haben. Dadurch wird nämlich eine besondere Form der Selektion auf gruppenfördernde Merkmale möglich, welche nicht nach den bekannten Modellen für Gruppen-selektion verläuft. Unter natürlicher Selektion (auf Individuum-Niveau) können ja "altruistische" Verhaltensmerkmale mit Gruppenfunktion sich deshalb nicht ausbreiten, weil ihre Träger in der Inner-Gruppen-Konkurrenz den Trägern "egoistischen" Verhaltens unterlegen sind. Nur unter speziellen Bedingungen (insbesondere bei häufigem Gruppen-Aussterben) kann dieser Effekt durch die Vorteile der "Altruisten"-Gruppe in der Zwischen-Gruppen-Konkurrenz ausgeglichen, bzw. überwunden werden (Lewontin 1970, Maynard Smith 1976 b). Alle Gruppenselektions-Modelle der Populationsgenetiker gehen aber davon aus, dass die Selektionsbedingungen der Innergruppen-Konkurrenz durch die Gruppenorganisation nicht verändert werden können. Sprache ermöglicht nun durch die kulturell kontrollierte Selektion solche Veränderung. Wenn kulturelle Gruppennormen die Erlaubnis zur Fortpflanzung vom Erbringen bestimmter Leistungen für die Gruppe abhängig machen, können die Fortpflanzungschancen von "Egoisten" und "Altruisten" (in den kontrollierten Verhaltensbereichen) drastisch von den Bedingungen natürlicher Selektion abweichen. Die Bedingungen und Annahmen der populationsgenetischen Modelle sind dann nicht mehr erfüllt; Selektion auf und Erhalten von gruppenfördernden Merkmalen kann auch ohne häufiges Gruppenaussterben erfolgen. Unter den rezenten Jäger-Sammler-Völkern gibt es verschiedene Beispiele für Normen, welche für Männer die Fortpflanzungsberechtigung und auch die Zahl der erlaubten Frauen von jägerischen und kriegesischen Leistungen abhängig machen (Matthiesen 1963, Lee and DeVore 1968). Ob auch andere Leistungen der Männer "prämiiert" werden, und ob es für Frauen entsprechende Normen gibt, ist mir nicht bekannt. Jedenfalls sind kulturelle

Normen zur Regelung der Fortpflanzung (Heiraten, Geburten) bei Naturvölkern allgemein verbreitet. Sie werden allerdings meist im Zusammenhang mit der Regulation der Populationsgrösse interpretiert. Schliesslich wäre auch zu fragen, wie sich eine solche kulturelle Selektions- bzw. Fortpflanzungskontrolle überhaupt evolutiv entwickeln konnte. Einen Vorteil bietet sie nur unter Bedingungen der Zwischen-Gruppen-Konkurrenz; sehr häufiges Gruppenaussterben ist dazu jedoch nicht nötig. Die Sprachfähigkeit, als Voraussetzung der Kontrolle kann sich durch Selektion auf Individuenniveau entwickelt haben; auf diese Frage gehe ich aber hier nicht näher ein. Bleibt noch zu erwähnen, dass auch Bigelow (1969) und Alexander (1971, 1974) der Gruppenselektion eine mögliche Sonderrolle in der menschlichen Stammesgeschichte zusprechen. Ihr Ansatzpunkt unterscheidet sich vom hier dargelegten darin, dass ein häufiges Gruppenaussterben durch kriegerische Auseinandersetzung zwischen Gruppen (schon früh in der menschlichen Stammeslinie) als Hauptselektionsfaktor angenommen wird, und dass der Zusammenhang mit den gegenläufigen Kräften der Individualektion nicht untersucht wird.

Diese kurzen Ausführungen sollten darauf hinweisen, dass bei der Uebertragung oder Anwendung soziobiologischer Modelle auf die Entwicklung des menschlichen Sozialverhaltens Vorsicht am Platz ist. Gruppenselektion kann hier als Evolutionsfaktor nicht einfach ausgeschlossen werden.

6.3 Zusammenfassung

Aussagen über die Verhaltens evolution und -selektion von Primaten stossen auf einige grundlegende Schwierigkeiten. Dies wird anhand der Besprechung eines soziobiologisch durchformulierten Modells zur Evolution der Menschenaffensozietäten gezeigt. Zum Oekosozialverhalten werden deshalb hier keine soziobiologischen Modelle aufgestellt; es wird jedoch einerseits die besondere Bedeutung des Oekosozialverhaltens in der Evolution von Sozialsystemen untersucht, und andererseits die Ausbreitungsbegrenzung oekosozialer "Strategien" aus systemtheoretischer Sicht beleuchtet.

Dyadisches Sozialverhalten wird (mit Ausnahme der eigentlichen reproduktiven Interaktionen, und ev. gewisser Verhalten zur Verringerung von Krankheitsübertra-

gungen) indirekt selektioniert, indem bewertet wird, wieweit sich damit die Beziehungsformen aufbauen und erhalten lassen, welche vorteilhafte oekosoziale und soziosexuelle (triadisch-soziale) "Strategien" zulassen. Zur empirischen Beurteilung des relativen Gewichts der verschiedenen Selektionsfaktoren ist ein detaillierter Vergleich der Differenzierungsformen im triadischen Sozialverhalten und im Oekosozialverhalten nötig. Das vorhandene Material lässt dazu noch keine sicheren Aussagen zu; es werden zwei vergleichende Methoden dargestellt, mit denen gezielte weitere Beobachtungen möglich sind.

Da oekosoziales Verhalten definiert ist als partnerbeeinflusstes und -beeinflussendes Verhalten gegenüber der Umwelt, lässt sich postulieren, dass alle oekosozialen "Strategien" häufigkeitsabhängig selektioniert werden. Der Erfolg einer "Strategie" kann dabei auf zwei Arten vom Verhalten der anderen Gruppenmitglieder (bzw. Populationsmitglieder) abhängen: nur indirekt - nur durch Kosten, die aus den jeweiligen Partner-"Strategien" entstehen - oder indirekt und direkt - durch die Kosten und Nutzen aus den Partner-"Strategien". Diese Postulate werden, unter Bezugnahme auf die spieltheoretischen Modelle für "evolutiv stabile Strategien", für verschiedene Fälle untersucht und diskutiert, wobei die Schwierigkeiten der realistischen Formulierung und der empirischen Prüfung solcher Evolutionsmodelle hervorgehoben werden.

Die Evolution der funktionellen Verhaltensdifferenzierung wird schliesslich unter dem Aspekt der Kontrolle betrachtet, d.h. der Möglichkeit eines Mitglieds, das Oekosozialverhalten anderer Mitglieder nach eigenen oder übergeordneten Zielen zu bestimmen. Es wird gezeigt, dass mit dem Erscheinen der Sprachfähigkeit in der menschlichen Stammeslinie die Gruppe zu einem potentiell-hierarchischen System wird. Die Sprache ermöglicht die Etablierung eines "Entscheidungs- und Kontroll-Subsystems" in der Gruppe, da sie ein neues Medium für die Formulierung und Speicherung überindividueller (kultureller) Normen darstellt, und gleichzeitig die Kommunikationsmittel für eine wirksame Kontrolle des Verhaltens der "Ausführungs-Subsysteme" liefert. Es wird begründet, dass sich durch diese Entwicklung in der menschlichen Stammeslinie auch der Evolutionsmodus verändert haben könnte, indem, unter Bedingungen der Gruppenkonkurrenz, eine wirksame Selektion auf gruppenförderndes Mitglieder-Verhalten auch ohne häufiges Gruppenaussterben möglich geworden ist.

7. ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Studie geht es um das Wie, Warum und Wozu von Verhaltensunterschieden und -gemeinschaften, welche zwischen den Mitgliedern einer Primatengruppe in den täglichen Lebens- und Ueberlebensanforderungen ihrer Umwelt auftreten. Diese Fragen werden auf drei Beschreibungsniveaus untersucht: in der einzelnen Interaktionsszene, im Rahmen der Beziehung zweier Gruppenmitglieder und im Rahmen der sozialen Organisation der Gesamtgruppe. Das Schwergewicht der Arbeit liegt auf der Weiterentwicklung der Theorie (begriffskritische Untersuchungen, Neuordnung vorliegender Beobachtungen, Aufzeigen von Wissenslücken); zu einem kleineren Teil der hier formulierten Fragen und Hypothesen liegen eigene Beobachtungen an einer Gefangenschaftsgruppe von Weisskehlmeerkatzen (Cercopithecus (mitis) albogularis) vor.

Die heutige Verwendung des sozialwissenschaftlichen Rollenbegriffs in der Primatensoziologie wird kritisiert, und es wird eine neue Begriffsabgrenzung im Rahmen einer systemtheoretischen Betrachtung der Primatengruppe vorgeschlagen. Dabei wird der Begriff der sozialen Rolle eng gefasst und durch zwei allgemeinere Begriffe ergänzt: Oekosozialverhalten (Kurzdefinition: sozial abgestimmtes, umweltgerichtetes Verhalten) und triadisches Sozialverhalten (sozial abgestimmtes, partnergerichtetes Verhalten). Ein systematisches Inventar von 16 formal unterscheidbaren Grundmustern der Oekosozialinteraktion wird aus eigenen Beobachtungen (v.a. Weisskehlmeerkatzen) und aus Beobachtungen anderer Autoren (an katarrhinen Primaten) zusammengestellt und ausführlich kommentiert. Die Möglichkeiten der Stabilisierung solcher Interaktionen in einer Beziehung werden untersucht. Erwartungen spielen dabei, neben stabilen Unterschieden in bestimmten Eigenschaften der Partner, eine wichtige Rolle. Es wird gezeigt, wie Erwartungen mit objektiven Verhaltenskriterien erfasst werden können, und unter welchen besonderen Bedingungen bei Primaten eine "normative" Wirkung von Erwartungen gegenüber abweichendem Verhalten des Beziehungspartners möglich ist. Eingehend wird besprochen, wie die zwischen zwei Primaten ausgetauschten Oekosozialinteraktionen zur Veränderung ihrer Beziehung beitragen können. Nur zu drei von sechs hier formulierten Hypothesen

liegt genügend Material (eigene Beobachtungen, Literaturangaben) für eine vorläufige empirische Beurteilung vor.

Zur Differenzierung und Regulation des Oekosozialverhaltens im Rahmen der Gruppe wurde eine Reihe von Experimenten mit den Weisskehlmeerkatzen durchgeführt. In den drei untersuchten Hauptbereichen der Auseinandersetzung mit der Umwelt (Reaktion auf Gefahrenreize, unbekannte Objekte, "Problemlösungs-Situationen") ergab sich in dieser Gruppe eine klare Verhaltensdifferenzierung, mit jeweils einem überwiegend oder allein aktiven Tier. Regulation von Oekosozialverhalten wurde in keinem Fall nach Wegnahme eines nicht-dominanten Verhaltens- und Funktionsträgers beobachtet, in zwei Fällen hingegen nach Ausfall eines dominanten Tieres - besonders ausführlich bei der schrittweisen Regulation eines ganzen Verhaltenskomplexes bei Uebernahme der Alpha-Position durch ein jungadultes Männchen, nachdem das alte Alpha-Männchen aus der Gruppe genommen worden war. Die publizierten Beobachtungen an anderen Primatenarten, obwohl meist mit anderer Fragestellung gewonnen, bestätigen obige Ergebnisse.

Systemtheoretische Ueberlegungen zum Ablauf des Regulationsprozesses führen zur Formulierung von Kriterien (insb. Art und Ausmass der Beteiligung von "Nicht-Anwärtern") zur Unterscheidung verschiedener Regulationsmodelle. Eine Sichtung des vorhandenen Materials über Cercopithecoiden zeigt viele Lücken unserer Kenntnisse zu diesen Fragen. Für den oben erwähnten Komplex von Oekosozialverhalten, der mit der Alpha-Position eines adulten Männchens verbunden ist, lässt sich bei mehreren Primatenarten rangbedingte, soziale Hemmung nachweisen. Eine Beteiligung von Weibchen, also "Nicht-Anwärtern", an den Auseinandersetzungen bei einem Alpha-Männchen-Wechsel ist auch beobachtet worden; ihr Einfluss erfolgt jedoch offenbar nicht nach Kriterien der ökosozialen Eignung der "Anwärter"-Männchen, obwohl dies nach Selektionsüberlegungen in gewissen Fällen vorteilhaft wäre.

Die grundlegenden Schwierigkeiten, auf welche Aussagen über die Verhaltens evolution- und -selektion bei Primaten stossen, werden dargestellt. In dieser Arbeit wird deshalb kein soziobiologisches Modell mit Voraussage-Anspruch aufgestellt.

Einerseits wird die besondere Bedeutung des Oekosozialverhaltens in der Evolution von Sozialsystemen untersucht und andererseits die Ausbreitungsbegrenzung ökosozialer "Strategien" aus systemtheoretischer Sicht beleuchtet. Letztere ergibt sich aus dem Postulat, dass alle ökosozialen "Strategien" häufigkeitsabhängig selektioniert werden, da Oekosozialverhalten per definitionem partnerbeeinflusstes und -beeinflussendes Verhalten ist. Schliesslich wird die Evolution der funktionellen Verhaltensdifferenzierung in Primatengruppen unter dem Aspekt der Möglichkeiten zur Verhaltenskontrolle betrachtet. Es wird gezeigt, dass diese Möglichkeiten mit dem Erscheinen der Sprachfähigkeit in der menschlichen Stammeslinie qualitativ zunehmen, und dass damit überdies eine Veränderung des Evolutionsmodus in Richtung auf eine wirksame Selektion von gruppenförderndem Mitglieder-Verhalten möglich ist.

8. SUMMARY

Contributions to the biology of functional differentiation of behavior in primate groups.

1.

From a growing number of field studies in primate socioecology it has become apparent that types of social organization of primate species (or populations) cannot be generally explained as direct adaptations to types of habitat. Rather, ecological influence seems indirect with some general correlations existing between the amount and distribution of essential resources and the population density and group ranging patterns of primates, which, in turn, are among the variables determining what types of social organization are adaptive. It now seems promising to search for adaptive aspects at the level of individual behavior coordination and of "strategies" of group members rather than at the level of group organization. A given social organization is then viewed as a compromise of contrasting individual interests, as a specific network of relationships, which allows an optimal - or perhaps just acceptable - everyday coordination of member activities in a given environment. This study attempts to elucidate this functional differentiation and coordination of behavior of primate group members. It is a theoretical study based partly on facts reported in the literature, partly on new observations on a captive group of Sykes monkeys. It begins with a description of basic interaction patterns in different environments and investigates their stabilization and regulation in relationships and groups. Throughout, the emphasis is on a development of theory (evaluation of conceptual tools, formulation of new questions, review of existing evidence); only a few of the question and hypotheses, which were raised could be answered or tested with my own data.

2.

The value of the concept of "social role" for investigating the functional differentiation of behavior in primate groups is discussed critically. A review of the

origins and applications of the role concept in the social sciences and in primate sociology reveals two essential role criteria, which can be generalized and applied to nonhuman primates: (1) particular members perform "role behavior" in association with their social positions in the group; when a member changes position or leaves the group, its role can be assumed by another group member moving into this "vacant position" in a process of regulation (cf.3.). (2) role activities benefit other group members and often the whole group.

It is shown that broader concepts for the description and analysis of all aspects of behavioral differentiation and coordination, without reference to group function, can be based on a systems approach to primate groups. Thus, along with the role concept, defined narrowly by both above-mentioned criteria, two new, more general concepts are introduced. The concept of "ecosocial behavior" is defined as behavior of a group member towards defined components of the environment, which is influenced by and influences other group members in their behavior towards defined environmental components. In other words, this is socially attuned behavior towards the environment, which for the present analysis is conceptually separated from socially attuned behavior towards other group members, termed "triadic behavior". Role behavior is then a special case of ecosocial and/or triadic behavior; it is shown that only the first term bears implications about the group's internal organization and its conditions of selection. By adopting this approach, one is able to separate the problems of describing behavioral differentiation among group members and of analysing its immediate causes and effects from the problem of explaining role differentiation in terms of ultimate causation, i.e. by evolutionary theory.

3.

From my observations on a captive group of sykes monkeys (Cercopithecus (mitis) albogularis) and from available observational data on baboons, macaques and chimpanzees, a preliminary list of categories of ecosocial interaction was compiled. This "raw inventory" was then systematized and checked for completeness according to two criteria. First, I asked whether all possible combinations of environmental conditions, which could be addressed by group members in their ecosocial interactions, had been included. (Thereby, the environment

had to be defined "subjectively", i.e. based on the animals' perception of and response toward it.) Second, I asked whether all possible forms of mutual influence and coordination of two acting components in a living system had been included; these were then subdivided and supplemented according to our knowledge of specific behavioral capacities of primates (especially social learning). By this method, the diversity of observed ecosocial interactions could be reduced into 16 basic patterns. Of these, all but three are confined either to situations, where the environment is perceived similarly by the participating group members or to situations, where the environment is perceived differently; three basic patterns occur in both situations.

Examples from a number of primate species are given to illustrate each of the basic patterns of ecosocial interaction and to discuss its possible variants. Since these categories were not defined functionally, one basic pattern may have different functions and different patterns may have the same function. Yet, they can be set in a functional order based on how a group member's ecosocial behavior influences the value of the environment^{for} the other members. Finally, I discuss the possibility of objectively distinguishing categories of ecosocial behavior, when one or both partners base their behavior on representation and/or conception of partners and environmental situations.

4.

Ecosocial behavior of primates is differentiated and stabilized in relationships in a twofold manner. On the one hand, there exist lasting differences and similarities among group members in a number of long-term attributes, which determine their potential of influencing a partner and/or of interacting with the environment. On the other hand, the animals develop stabilizing expectations about each other's "normal" responses. Behavioral criteria are formulated, which allow an objective examination of these expectations. Possible stabilizing effects of such expectations are evaluated by discussing a variety of observations. From a functional point of view, one can postulate that an animal will adjust its behavior to its partner's expectations only if its own use of the environment does not suffer. Beyond this, expectations of a member can only have a "normative" or stabilizing effect when that member is able to actively control the "deviant"

behavior of the partner, by punishing or correcting. The limits of the potential of primates for controlling their partner's ecosocial behavior are pointed out; even the control of a dominant group member over a subordinate one is limited to one direct means of inhibiting undesired behavior (aggressive intervention) and two indirect means of stimulating desired behavior.

Further, I formulate several hypotheses on how the relationship of two primates can be altered by their ecosocial interactions. First, it is postulated that an increased independence of one partner in its interactions with the environment develops in relationships, where six particular basic patterns of ecosocial interaction (especially several forms of social learning) occur frequently and persistently in direction; this hypothesis has not yet been tested empirically in primates. Further, with the frequent occurrence of five other basic patterns of ecosocial interaction, where one member ("performing" partner) increases its ("profiting") partner's potential use of the environment, four types of change in the relationship can be postulated. Only the first hypothesized change - development of an expectation of "general ecological efficiency" toward the "performing" partner - was supported by empirical results. The second and third postulated changes could not be evaluated, because adequate empirical studies do not exist; here the hypotheses were that a "profiting" partner may develop a tendency of reciprocating towards the "performing" partner, either by displaying friendlier and more intimate social behavior or by "performing" equivalent ecosocial behavior in other areas of interaction with the environment. For the forth hypothesis -rise in rank of the "performing" partner - several investigations gave negative results. Finally, the potential influence of two particular categories of ecosocial interaction on primate relationships is considered. It is postulated that relationships become more distant and tense, when the partners frequently encounter environmental situations to which they normally respond by negative social interactions; on the other hand, the relationship will become friendlier and more intimate under opposite environmental conditions. The available empirical material did not allow an adequate test of this general hypothesis, but the second possible influence could be examined partly in my captive group of sykes monkeys. Based on these observations, I postulate that a positive correlation exists between the "intimacy" of the relationships among the members of a captive primate

group and (*ceteris paribus*) the frequency of their ecosocial interactions toward potentially and acutely dangerous situations.

5.

My investigations of the differentiation and regulation of ecosocial behavior at the group level were focused on three main areas of interaction with the environment: behavior towards potentially or acutely dangerous and threatening environmental conditions, behavior towards novel objects and novel food and behavior in situations, with require "problem-solving".

The main results of my observations and experiments on a captive one-male group of sykes monkeys are as follows. A complete regulation of the ecosocial behavior of the dominant adult male was observed, when he was removed from the group and a subordinate, subadult male gradually established itself as the new alpha. The sequence of first performance of the regulated ecosocial behavior was explained by postulating two different mechanisms of social inhibition and one mechanism of social activation of the subordinate male. After the death of an old and peripheral female, which had often displayed alarm calling against sources of (even minor) potential danger, no other group member assumed this behavior. Since the old female was more or less the "scapegoat" in this group, whenever trouble arose, her particular behavior could be explained as an expression of general tension and stress. Pronounced behavioral differences were also observed, when a novel object (or situation) was presented to the group. However, when the animal, which had explored most intensively, was removed during test periods, regulation did not occur. It was clear from these experiments that social facilitation was important and that social inhibitions were irrelevant in the differentiation of ecosocial behavior towards novel objects. In a small series of group tests with novel food, the above-mentioned old female was the most active "food-taster"; when she had died, the juveniles showed interest in food-tasting, but were hindered by the (new) alpha male. Lastly, an experiment was designed in which the animals were rewarded with food only after performing a particular task or overcoming a fear-inducing obstacle. Unfortunately, during these experiments tensions within the group became so strong that the series had to be stopped. The early results indicated that

the course of development of relationships between "problem-solvers" and "non-solvers" in such an experimental situation depends on the distribution of rewards among the animals. If the rewarded performance of a "problemsolver" provides little or no food (reward) to "non-solvers", the latter will try to learn how to solve the problem themselves; this may lead to a situation where competition is strong and differentiation and regulation of behavior is based on a dominance rank-order. If, on the other hand, the "non-solvers" are able to secure a large part of the reward, they will develop a tactical "observe-and-profit" behavior toward the "problem-solver"; regulation would also be expected in this case, though I have no data on this.

My empirical results are compared with available observations on other cercopithecoids and chimpanzees. Though the latter have mostly been collected within a different framework of concepts and questions, they support my findings - with two exceptions: first, no data are available which can be related to my hypothetical explanation for the new alpha male's sequence of first performance of ecosocial behaviors; second, intense alarm calling by old, peripheral females has not been reported in other studies, and my observation appears to be a "captivity artefact".

In a theoretical analysis, I considered possible regulation mechanisms in a group system, i.e. possible variants of the process, when particular ecosocial behaviors are, upon reduction or disappearance in one group member, assumed and "reestablished" by other group members ("aspirants"). This resulted in the formulation of criteria for distinguishing between two alternative models of regulation and several intermediate states. The most important criteria are the extent of social inhibitions among "non-performing" group members and the extent of the participation and influence of "non-aspirants" in different phases of the regulation process.

When I attempted to apply these criteria to published cases of behavioral regulation in primate groups, it became apparent that relevant observations are rare. Aside from a few positive hints, there is not enough evidence to substantiate - for my three main areas of interaction with the environment - the existence

of mechanisms of behavioral inhibition and regulation which are not based on dominance. On the other hand, dominance-based inhibition and regulation has been demonstrated in a number of primate species, where adult males only perform particular ecosocial behaviors, when they occupy the alpha-position in a mixed group. Furthermore, participation of adult females, i.e. of "non-aspirants", during the phase of establishing a new alpha male has been observed in several cases. But their influence apparently is not related to the ecosocial qualifications of the "aspirant" male, even though - in theory - such an influence could bring a selective advantage to a female in particular cases. Here, as in other parts of this study, an interesting line of future research is pointed out.

6.

Empirical testing of hypotheses about the evolution and selection of primate behavior poses several basic difficulties. This is illustrated in a sociobiologically deduced model on the evolution of ape societies, which has been recently published. Therefore, an attempt to formulate a comprehensive sociobiological model was not made in this study and my discussion is restricted to some important aspects of the evolution of ecosocial behavior. First, I consider the place of ecosocial behavior in the evolution of primate societies. It is argued that there is only indirect selection on (dyadic) social behavior - with the exception of proper reproductive interactions and possibly certain social behaviors which directly reduce the impact of infectious diseases and parasites. Indirect selection means that social behaviors of primate group member are valued by their contribution to the development and stabilization of relationships, which allow successful sociosexual (triadic) and ecosocial "strategies". An empirical evaluation of the relative importance of different selective forces will be possible, when ecosocial behavior and triadic social behavior are compared in detail as to their forms and contexts of occurrence in a particular primate species. Since such conclusions can not yet be drawn from the available material, two comparative methods are proposed which should allow this evaluation.

Further, I point out the limits to the spread of successful ecosocial "strategies" from a systems perspective. Since ecosocial behavior is defined as behavior

towards the environment which is influenced by, and influences other group members, one can postulate that all ecosocial "strategies" are subject to frequency-dependent selection. Thus, the success of a "strategy" depends on the behavior of the other group members (or, theoretically, population members) in one of two ways: either indirectly, depending only on costs resulting from the strategy of a partner, or both indirectly and directly, depending on both its costs and benefits. These postulates are discussed using several observed behavior patterns and are related to published models of "evolutionary stable strategies" based on mathematical game theory.

Finally, the evolution of the functional differentiation of behavior in primate groups is viewed as a question of control, i.e. of the capacity of a member to determine the ecosocial behavior of others according to his own interests or interests of the whole group. It is argued that the group system has undergone a transformation into a potentially hierarchical system with the emergence of language in the phylogeny of man. Language provides the basis on which a "decider subsystem" can develop, a new medium for the coding and storage of supraindividual norms (cultural norms), and a means to control the behavior of the "executive subsystems". This transformation could have caused an important shift in the mode of evolution in the human line: a positive selection of members who behave in the interest of the whole group becomes possible under conditions of group competition, even if group extinction rates are low.

9. LITERATURVERZEICHNIS

- ALDRICH-BLAKE, P.: The ecology and behaviour of the blue monkey, Cercopithecus mitis stuhlmanni. (Ph.D. thesis, University of Bristol 1970).
- ALEXANDER, R.D.: The search for an evolutionary philosophy of man. Proc. Roy. Soc. Victoria 84: 99-120 (1971).
- ALEXANDER, R.D.: The evolution of social behavior. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 325-383 (1974).
- ALTMANN, S.A.: Baboons, space, time and energy. Amer. Zool. 14: 221-248 (1974).
- ALTMANN, S.A.: Book review of Kurland: Kin selection in the Japanese monkey. Man 13: 324-325 (1978).
- ALTMANN, S.A. and ALTMANN, J.: Baboon ecology. African field research. Bibl. primat. No. 12 (Karger, Basel 1970).
- ALTMANN, S.A. and ALTMANN, J.: Demographic constraints on behavior and social organization. In BERNSTEIN and SMITH Primate ecology and human origins, pp. 47 - 63 (Garland, New York 1979).
- ANGST, W.: Das Ausdrucksverhalten des Javaneraffen (Macaca fascicularis Raffles). Fortschr. Verhaltensf. No. 15 (Parey, Hamburg 1974).
- AZUMA, S.: Acquisition and propagation of food habits in a troop of Japanese monkeys. In CARPENTER Behavioral regulators of behavior in primates, pp. 284-292 (Bucknell University Press, Lewisburg 1973).
- BANTON, M.: Roles. An introduction to the study of social relations (Tavistock, London 1965).
- BECK, B.B.: Tool use in captive hamadryas baboons. Primates 13: 276-296 (1972).
- BECK, B.B.: Observation learning of tool use by captive Guinea baboons (Papio papio). Am. J. phys. Anthropol. 38: 579-582 (1973 a).
- BECK, B.B.: Cooperative tool use by captive hamadryas baboons. Science 182, 594-597 (1973 b).
- BECK, B.B.: Tool use by captive pigtailed macaques. Primates 17: 301-310 (1976).
- BENEDICT, B.: Role analysis in animals and men. Man 4: 203-214 (1969).

- BERNSTEIN, J.S.: Role of the dominant male rhesus monkey in response to external challenges of the group. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 57: 404-406 (1964).
- BERNSTEIN, J.S.: Analysis of a key role in a capuchin (*Cebus albifrons*) group. *Tulane Studies Zool.* 13: 49-54 (1966 a).
- BERNSTEIN, J.S.: An investigation into the organization of pigtail monkey groups through the use of challenges. *Primates* 7: 471-480 (1966 b).
- BERNSTEIN, J.S.: Spontaneous reorganization of a pigtail monkey group. *Proc. 2nd int. Congr. Primat. Atlanta GA 1968*, vol.1, pp. 48-51 (Karger, Basel 1969).
- BERNSTEIN, J.S.: Primate status hierarchies. In ROSENBLUM *Primate behavior. Developments in field and laboratory research*, vol.1, p. 71-109 (Academic Press, New York 1970).
- BERNSTEIN, J.S.: Activity profiles of primate groups. In SCHRIER and STOLLNITZ *Behavior of nonhuman primates*, vol.3, pp. 69-106 (Academic Press, New York 1971).
- BERNSTEIN, J.S.: Dominance, aggression and reproduction in primate societies. *J. theoret. Biol.* 60: 459-472 (1976).
- BERNSTEIN, J.S. and SHARPE, L.G.: Social roles in a rhesus monkey group. *Behaviour* 26: 91-104 (1966).
- BERTALANFFY, L. von: General systems theory - a critical review. *Yearb. Soc. Gen. Syst.Res.* 7: 1-20 (1962).
- BERTALANFFY, L. von: General systems theory. Foundations, development, applications. (G. Braziller, New York 1968).
- BERTRAND, M.: The behavioral repertoire of the stump-tail macaque. *Bibl. primat.* No. 11 (Karger, Basel 1969).
- BIGELOW, R.S.: The dawn warriors. *Man's evolution toward peace* (Little, Brown, Boston 1969).
- BOURLIERE, F., BERTRAND, M. and HUNKELER, C.: Ecology and behavior of Lowe's guenon (*Cercopithecus campelli lowei*) in the Ivory Coast. In NAPIER and NAPIER *Old World monkeys*, pp. 297-350 (Academic Press, London 1970).
- BRAMBLETT, C.A.: Social organization as an expression of role behavior among Old World monkeys. *Primates* 14: 101-112 (1973).
- BURTON, J.J.: Absence de comportement coopératif spontané dans un troupe de *Macaca fuscata* en présence de pierres appâtées. *Primates* 18: 359-366 (1977).

- BUSSE, C.D.: Chimpanzee predation as a possible factor in the evolution of red colobus monkey social organization. *Evolution* 31: 907-911 (1977).
- CHANCE, M.R.A.: Attention structure as the basis of primate rank orders. *Man* 2: 503-518 (1967).
- CLUTTON-BROCK, T.H.: Primate social organization and ecology. *Nature*, London 250: 539-542 (1974).
- CLUTTON-BROCK, T.H. and HARVEY, P.H.: Evolutionary rules and primate societies. In BATESON and HINDE *Growing points in ethology*, pp. 195-237 (Cambridge University Press, Cambridge 1976).
- CLUTTON-BROCK, T.H. and HARVEY, P.H.: Species differences in feeding and ranging behaviour in primates. In CLUTTON-BROCK *Primate ecology. Studies of feeding and ranging behaviour in lemurs, monkeys and apes*, pp. 557-584 (Academic Press, London 1977 a).
- CLUTTON-BROCK, T.H. and HARVEY, P.H.: Primate ecology and social organization. *J. Zool.*, London 183: 1-39 (1977 b).
- CODY, M.L. and DIAMOND, J.M.: *Ecology and evolution of communities* (Harvard University Press, Cambridge, Mass. 1975).
- COELHO, A.M.jr.: Socio-bioenergetics and sexual dimorphism in primates. *Primates* 15: 263-269 (1974).
- CRAWFORD, M.P.: The cooperative solving of problems by young chimpanzees. *Comp. Psychol. Monogr.* 14: 1-88 (1937).
- CROOK, J.H.: The socio-ecology of primates. In CROOK *Social behavior in birds and mammals*, pp. 103-166 (Academic Press, London 1970 a).
- CROOK, J.H.: Social organization and the environment: aspects of contemporary social ethology. *Anim. Behav.* 18: 197-209 (1970 b).
- CROOK, J.H.: Sources of cooperation in animals and man. In EISENBERG and DILLON *Man and beast. Comparative social behavior*, pp. 237-260 (Smithsonian Institution Press, Washington 1971).
- CROOK, J.H.: Sexual selection, dimorphism and social organization in the primates. In CAMPBELL *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*, pp. 231-281 (Aldine, Chicago 1972).
- CROOK, J.H. and GARTLAN, J.S.: Evolution of primate societies. *Nature*, London 210: 1200-1203 (1966).
- DAHRENDORF, R.: *Homo Sociologicus. Ein Versuch zur Geschichte, Bedeutung und Kritik der Kategorie der sozialen Rolle* (Westdeutscher Verlag, Köln-Opladen 1958).

- DAWKINS, R.: Hierarchical organization: a candidate principle for ethology. In BATESON and HINDE *Growing points in ethology*, p. 7-54 (Cambridge University Press, Cambridge 1976).
- DEAG, J.M.: Intergroup encounters in the wild barbary macaque, *Macaca sylvanus* L. In MICHAEL and CROOK *Comparative ecology and behaviour of primates*, pp. 315-373 (Academic Press, London 1973).
- DE VOS, A. and OMAR, A.: Territories and movements of sykes monkeys (*Cercopithecus mitis kolbi*, Neuman) in Kenya. *Folia primat.* 16: 196-205 (1971).
- DITTUS, W.P.J.: Population dynamics of the toque monkey, *Macaca sinica*. In TUTTLE *Socioecology and psychology of primates*, pp. 125-151 (Mouton, The Hague 1975).
- DOBZHANSKY, T., AYALA, F.J., STEBBINS, G.L. and VALENTINE, J.W.: *Evolution* (Freeman, San Francisco 1977).
- DORST, J. and DANDELOT, P.: *A field guide to the larger mammals of Africa* (Collins, London 1970).
- DREITZEL, H.P.: *Die gesellschaftlichen Leiden und das Leiden an der Gesellschaft. Vorstudien zu einer Pathologie des Rollenverhaltens* (Deutscher Taschenbuch Verlag-H. Enke Verlag, Stuttgart 1972).
- DUNBAR, R.I.M.: Population demography, social structure and strategies. In BERNSTEIN and SMITH *Primate ecology and human origins*, pp. 65 - 88 (Garland, New York 1979).
- DUNBAR, R.I.M.: Social systems as optimal strategy sets. In CALHOUN *Perspectives on adaptation, population and environment* (Garland, New York 1980, in press).
- EISENBERG, J.F., MUCKENHIRN, N.A. and RUDRAN, R.: The relation between ecology and social structure in primates. *Science* 176: 863-874 (1972).
- ELLENBERG, H.: Ziele und Stand der Oekosystemforschung. In ELLENBERG *Oekosystemforschung*, pp. 1-31 (Springer, Berlin 1973).
- ESTRADA, A. and ESTRADA, R.: Establishment of a free-ranging colony of stump-tail macaques (*Macaca arctoides*): relations to the ecology I. *Primates* 17: 337-356 (1976).
- FADY, J.C.: Coopération et communication chez les primates. *Rev. Comp. Animal* 4: 41-49 (1970).
- FADY, J.C.: Absence de coopération de type instrumental en milieu naturel chez *Papio papio*. *Behaviour* 32: 157-164 (1972).

- FALETT, J.: Experimente zur Besitzrespektierung beim Mantelpavian (Papio hamadryas) (Diplomarbeit, Universität Zürich 1975).
- FEDIGAN, L.M.: Roles and activities of male geladas (Theropithecus gelada). Behaviour 41: 82-90 (1972).
- FEDIGAN, L.M.: A study of roles in the Arashiyama West troop of Japanese monkeys (Macaca fuscata). Contrib. primat. vol. 9 (Karger, Basel 1976).
- FIFIELD, V.L. and STEPHENSON, G.R.: Social distribution of an avian prey in an enclosed troop of stump-tail macaques. In CHIVERS and HERBERT Recent advances in primatology, vol. 1, pp. 359-362 (Academic Press, London 1978).
- FLETEMEYER, J.R.: Communication about potentially harmful foods in free ranging chacma baboons, Papio ursinus. Primates 19: 223-226 (1978).
- FREELAND, W.J.: Pathogens and the evolution of primate sociality. Biotropica 8: 12-24 (1976).
- FRISCH, J.E.: Individual behavior and intertroop variability in Japanese macaques. In JAY Primates. Studies in adaptation and variability, pp. 243-252 (Holt, Rinehart and Winston, New York 1968).
- GARTLAN, J.S.: Structure and function in primate society. Folia primat. 8: 89-120 (1968).
- GARTLAN, J.S. and BRAIN, C.K.: Ecology and social variability in Cercopithecus aethiops and C. mitis. In JAY Primates. Studies in adaptation and variability, pp. 253-292 (Holt, Rinehart and Winston, New York 1968).
- GAUTIER, J.P.: Emission sonores d'espacement et de ralliement chez deux cercopithèques arbricoles. Biol. Gabon. 5: 118-145 (1969).
- GAUTIER, J.P.: Etude morphologique et fonctionnelle des annexes extralaryngées des Cercopithecinae: liaison avec les cris d'espacement. Biol. Gabon. 7: 229-267 (1971).
- GAUTIER, J.P.: Etude comparée des systèmes d'intercommunication sonore chez quelques cercopithécines forestiers africains - mise en évidence de corrélations phylogénétiques et socio-écologiques (Thèse de Docteur d'Etat, Université de Rennes 1975).

- GOSS-CUSTARD, J.D., DUNBAR, R.I.M. and ALDRICH-BLAKE, F.P.G.: Survival, mating and rearing strategies in the evolution of primate social structure. *Folia primat.* 17: 1-19 (1972).
- HALL, A.D. and FAGEN, R.E.: Definition of system. *Yearb. Soc. Gen. Syst. Res.* 1: 18-28 (1956).
- HALL, K.R.L.: Social vigilance behaviour of the chacma baboon, *Papio ursinus*. *Behaviour* 16: 261-294 (1960).
- HALL, K.R.L.: Observational learning in monkeys and apes. *Brit. J. Psychol.* 54: 201-226 (1963).
- HALL, K.R.L.: Behaviour and ecology of the wild patas monkey, *Erythrocebus patas*, in Uganda. *J. Zool., London* 148: 15-87 (1965).
- HALL, K.R.L. and GOSWELL, M.J.: Aspects of social learning in captive patas monkeys. *Primates* 5: 59-70 (1964).
- HALL, K.R.L., BOELKINS, R.C. and GOSWELL, M.J.: Behaviour of Patas, *Erythrocebus patas*, in captivity, with notes on the natural habitat. *Folia primat.* 3: 22-49 (1965).
- HAMILTON, W.J. III, GILBERT, W.M., HEPPNER, T.H. and PLANCK, R.: Starling roost dispersal and a hypothetical mechanism regulating rhythmical animal movement to and from dispersal centers. *Ecology* 48: 825-833 (1967).
- HAMILTON, W.J. III, BUSKIRK, R.E. and BUSKIRK, W.H.: Chacma baboon tactics during intertroop encounters. *J. Mammal.* 56: 857-870 (1975).
- HAMILTON, W.D.: The genetical evolution of social behaviour. I + II. *J. theor. Biol.* 7: 1-52 (1964).
- HARDING, R.S.O. and STRUM, S.C.: The predatory baboons of kekohey. *Nat. History*, March 1976, 46-53 (1976).
- HARTLEY, E.L. und HARTLEY, E.R.: Die Grundlagen der Sozialpsychologie. (Rembrandt, Berlin 1955).
- HAUSFATER, G.: Dominance and reproduction in baboons (*Papio cynocephalus*). A quantitative analysis. *Contrib. primat.* No. 7 (Karger, Basel 1975).
- HAYEK, F.A. von: Die Theorie komplexer Phänomene. (J.C.B. Mohr, Tübingen 1972).
- HINDE, R.A.: Biological bases of human social behaviour. (McGraw Hill, New York 1974).

- HINDE, R.A.: Interactions, relationships and social structure in nonhuman primates. Proc. Symp. 5th Congr. Int. Primat. Soc., pp 13-24 (Japan Science Press, Tokyo 1975 a).
- HINDE, R.A.: The concept of function. In BAERENDS, BEER and MANNING Function and evolution of behaviour, pp. 1-15 (Clarendon Press, Oxford 1975 b).
- HINDE, R.A.: On describing relationships. J. Child Psychol. Psychiat. 17: 1-19 (1976).
- HINDE, R.A.: Dominance and role - two concepts with dual meanings. J. Social. Biol. Struct. 1: 27-38 (1978).
- HINDE, R.A. and STEVENSON-HINDE, J.: Toward understanding relationships: dynamic stability. In BATESON and HINDE Growing points in ethology, pp. 451-480 (Cambridge University Press, Cambridge 1976).
- HLADIK, C.M.: Ecology, diet and social patterning in Old and New World primates. In TUTTLE Socioecology and psychology of primates, pp. 3-36 (Mouton, The Hague 1975).
- HLADIK, C.M. et HLADIK, A.: Disponibilit  s alimentaires et domaines vitaux des primates    Ceylan. La Terre et la Vie 26: 149-215 (1972).
- HOMANS, G.C.: The human group. (Harcourt Brace, New York 1950).
- HUNKELER, C., BOURLIERE, F. et BERTRAND, M.: Le comportement social de la Mone de Lowe (Cercopithecus campbelli lowei). Folia primat. 17: 218-236 (1972).
- ITANI, J. and NISHIMURA, A.: The study of infrahuman culture in Japan. In MENZEL Precultural primate behavior, pp. 26-50 (Karger, Basel 1973).
- JOLLY, A.: The evolution of primate behavior. (Macmillan, New York 1972).
- JORDE, L.B. and SPUHLER, J.N.: A statistical analysis of selected aspects of primate demography, ecology and social behavior. J. anthrop. Res. 30: 199-224 (1974).
- KAWAI, M.: Newly acquired precultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima islet. Primates 6: 1-30 (1965).
- KINGDON, J.: East African mammals. An atlas of evolution in Africa, vol. 1 (Academic Press, New York 1971).

- KOYAMA, N.: Changes in dominance rank and division of a wild Japanese monkey troop at Arashiyama. *Primates* 11: 335-390 (1970).
- KUMMER, H.: Soziales Verhalten einer Mantelpavian-Gruppe. *Beih. Schweiz. Z. Psychol. Anwend.* 33: 1-91 (1957).
- KUMMER, H.: Tripartite relations in hamadryas baboons. In ALTMANN Social communication among primates, pp. 63-72 (Chicago University Press, Chicago 1967).
- KUMMER, H.: Two variations in the social organization of baboons. In JAY *Primates. Studies in adaptation and variability*, pp. 293-312 (Holt, Rinehart and Winston, New York 1968 a).
- KUMMER, H.: Social organization of hamadryas baboons. *Bibl. Primat.*, vol. 6 (Karger, Basel 1968 b).
- KUMMER, H.: Primate societies. Group techniques of ecological adaptation. (Aldine, Chicago 1971).
- KUMMER, H.: Rules of dyad and group formation among captive gelada baboons (*Theropithecus gelada*). *Proc. Symp. 5th Congr. Int. Primat. Soc.*, pp. 129-139 (Japan Science Press, Tokyo 1975).
- KUMMER, H.: On the value of social relationships to nonhuman primates: a heuristic scheme. *Soc. Sci. Inf.* 17: 687-705 (1978).
- KUMMER, H. and KURT, F.: A comparison of social behavior in captive and wild hamadryas baboons. In VAGTBORG *The baboon in medical research*, pp. 65-80 (Texas University Press, Austin 1965).
- KUMMER, H., GOETZ, W. and ANGST, W.: Triadic differentiation: an inhibitory process protecting pair bonds in baboons. *Behaviour* 49: 62-87 (1974).
- KUMMER, H., ABEGGLEN, J.J., BACHMANN, Ch., FALETT, J. and SIGG, H.: Grooming relationship and object competition among hamadryas baboons. In CHIVERS and HERBERT *Recent advances in primatology*, vol. 1, pp. 31-38 (Academic Press, London 1978).
- KURLAND, J.A.: Kin selection in the Japanese monkey. *Contrib. primat.* No. 12 (Karger, Basel 1977).
- LAWICK-GOODALL, J. van: *Wilde Schimpansen* (Rowohlt, Reinbeck 1971).
- LAWICK-GOODALL, J. van: Cultural elements in a chimpanzee community. In MENZEL *Symp. 4th Int. Congr. Primat.*, vol. 1: *Precultural primate behavior*, pp. 144-184 (Karger, Basel 1973).

- LAWICK-GOODALL, J. van: The behavior of the chimpanzee. In KURTH und EIBL-EIBESFELDT *Hominisation und Verhalten*, pp. 74-136 (Fischer, Stuttgart 1975).
- LEE, R.B. and DEVORE, I.: *Man the hunter* (Aldine, Chicago 1968).
- LEWONTIN, R.C.: The units of selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 1-18 (1970).
- LEWONTIN, R.C.: Adaptation. *Sci. Amer.* 239: 156-169 (1978).
- LEWONTIN, R.C.: Sociobiology as an adaptionist program. *Behav. Sci.* 24: 5-14 (1979).
- LINTON, R.: *The study of man* (Appleton-Century-Crofts, New York 1936).
- MACARTHUR, R.H. and PIANKA, E.R.: On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100: 603-609 (1966).
- MAPLES, W.R., MAPLES, M.K., GREENHOOD, W.F. and WALEK, M.L.: Adaptions of crop-raiding baboons in Kenya. *Am. J. phys. Anthropol.* 45: 309-316 (1976).
- MARLER, P.: A comparison of vocalizations of Red-railed monkeys and Blue monkeys, *Cercopithecus ascanius* and *C. mitis* in Uganda. *Z. Tierpsychol.* 33: 223-247 (1973).
- MASON, W.A.: Regulatory functions of arousal in primate psychosocial development. In CARPENTER *Behavioral regulators of behavior in primates*, pp. 19-33 (Bucknell University Press, Lewisburg 1973).
- MATTHIESSEN, P.: *Under the mountain wall* (Viking, New York 1962); zitiert in Bigelow (1969).
- MAY, R.M.: The evolution of ecological systems. *Sci. Amer.* 239: 118-133 (1978).
- MAYNARD SMITH, J.: The theory of games and the evolution of animal conflicts. *J. theor. Biol.* 47: 209-221 (1974).
- MAYNARD SMITH, J.: Evolution and the theory of games. *Am. Sci.* 64: 41-45 (1976 a).
- MAYNARD SMITH, J.: Groups selection. *Q. Rev. Biol.* 51: 277-283 (1976 b).
- MAYNARD SMITH, J.: The evolution of behavior. *Sci. Amer.* 239: 136-145 (1978).
- MAYNARD SMITH, J. and PRICE, G.R.: The logic of animal conflict. *Nature*, London 246: 15-18 (1973).

- MAYNARD SMITH, J. and PARKER, G.A.: The logic of asymmetric contests. *Anim. Behav.* 24: 159-175 (1976).
- MAXIM, P.E. and BUETTNER-JANUSCH, J.: A field study of the Kenya baboon. *Am. J. phys. Anthropol.* 21: 165-180 (1963).
- McGREW, W.C.: Patterns of plant food sharing by wild chimpanzees. Contemporary primatology. 5th Int. Congr. Primat. Nagoya 1974, pp. 304-309 (Karger, Basel 1975).
- McGREW, W.C.: Socialization and object manipulation of wild chimpanzees. In CHEVALIER-SKOLNIKOFF and POIRIER Primate bio-social development, pp. 261-288 (Garland, New York 1977).
- MEAD, G.H.: Mind, self and society. (Chicago University Press, Chicago 1934).
- MEIER, G.W., WILCOXON, H.C., ORLANDO, R. and PAULSON, D.C.: The development of food-reinforced behaviors in a social situation. Proc. 2nd Int. Congr. Primat., Atlanta GA 1968, vol. 1, pp. 143-148 (Karger, Basel 1969).
- MENZEL, E.W. Jr.: Responsiveness to objects in freeranging Japanese monkeys. *Behaviour* 26: 130-150 (1966).
- MENZEL, E.W. Jr.: Chimpanzee utilization of space and responsiveness to objects: age differences and comparison with macaques. Proc. 2nd Int. Congr. Primat., Atlanta GA 1968. vol. 1, pp 72 - 80 (Karger, Basel 1969).
- MENZEL, E.W. Jr.: Group behavior in young chimpanzees: responsiveness to cumulative novel changes in a large outdoor enclosure. *J. comp. physiol. Psychol.* 74: 46-51 (1971 a).
- MENZEL, E.W. Jr.: Communication about the environment in a group of young chimpanzees. *Folia primat.* 15: 220-232 (1971 b).
- MENZEL, E.W. Jr.: Leadership and communication in a group of young chimpanzees. In MENZEL Precultural primate behavior, pp. 192-225 (Karger, Basel 1973).
- MENZEL, E.W. Jr.: A group of young chimpanzees in a one-acre field. In SCHRIER and STOLLNITZ Behavior of nonhuman primates, vol. 5, pp. 83-153 (Academic Press, New York 1974).
- MENZEL, E.W. Jr. and HALPERIN, S.: Purposive behavior as a basis for objective communication between chimpanzees. *Science* 189: 652-654 (1975).
- MILLER, J.G.: Living systems: basic concepts. *Behav. Sci.* 10: 193-237 (1965 a).
- MILLER, J.G.: Living systems: structure and process. *Behav. Sci.* 10: 337-379 (1965 b).

- MILLER, J.G.: Living systems: the group. *Behav. Sci.* 16: 302-398 (1971).
- MILLER, J.G.: The nature of living systems. *Behav. Sci.* 20: 343-365 (1975).
- MILLER, J.G.: *Living systems*. (McGraw Hill, New York 1977).
- MILTON, K. and MAY, M.L.: Body weight, diet and home range area in primates. *Nature, London* 259: 459-462 (1976).
- MIZUNO, A., KAWAI, M. and ANDO, S.: Ecological studies of forest living monkeys in the Kibale forest of Uganda. *Kyoto Univ. Afr. Stud.* 10: 1-35 (1976).
- MORENO-BLACK, G. and MAPLES, W.R.: Differential habitat utilization of four Cercopithecidae in a Kenyan forest. *Folia primat.* 27: 85-107 (1977).
- MUERI, H.: Verhaltensentwicklung und Mutter-Kind-Beziehung bei *Cercopithecus mitis* in den ersten drei Lebensmonaten. (Semesterarbeit, Universität Zürich 1974).
- NADEL, S.F.: *The theory of social structure*. (Free Press, New York 1957).
- NAGEL, U.: Zur Oekologie und Soziologie von *Papio anubis* und *Papio hamadryas* sowie ihrer Bastarde an der Artgrenze in Äthiopien (Diplomarbeit, Universität Zürich 1970).
- NAGEL, U.: A comparison of anubis baboons, hamadryas baboons and their hybrids at a species border in Ethiopia. *Folia primat.* 19: 104-165 (1973).
- NAGEL, U. und LORI, F.: Die Languren der Kanha-Wiesen. Stellung im Ökosystem, Kommensalismus mit Axishirschen und Fress-Soziologie. *Vj. Nat. Ges. Zür.* 118: 71-85 (1973).
- NAGEL, U. and KUMMER, H.: Variations in cercopithecoid aggressive behavior. In HOLLOWAY *Primate aggression, territoriality and xenophobia*, pp. 159-184 (Academic Press, New York 1974).
- NELSON, K.: Does the holistic study of behavior have a future? In BATESON and KLOPPER *Perspectives in ethology*, vol. 1, pp 281-328 (Plenum Press, New York 1973).
- OATLEY, T.B.: Predatory behaviour by the Samango monkey, *Cercopithecus mitis*. *Lammergeyer* 11: 64 (1970).
- ORIAN, G.H.: On the evolution of mating systems in bird and mammals. *Am. Nat.* 103 : 589-603 (1969).

- PARSONS, T.: The social system (The Free Press, Glencoe, Ill. 1951).
- PLESSNER, H.: Philosophische Anthropologie. (S. Fischer, Frankfurt 1970).
- PLOOIJ, F.X.: Some basic traits of language in wild chimpanzees? In LOCK Action, gesture and symbol. The emergence of language, pp. 111-131 (Academic Press, London 1978).
- POIRIER, F.E.: The St. Kitts green monkey (*Cercopithecus aethiops sabaeus*): ecology, population dynamics and selected behavioral traits. *Folia primat.* 17: 20-55 (1972).
- RAHM, U.: Ecology, zoogeography and systematics of some African forest monkeys. In NAPIER and NAPIER Old World monkeys, pp. 585-626 (Academic Press, London 1970).
- RANSOM, T.W. and ROWELL, T.E.: Early social development of feral baboons. In POIRIER Primate socialization, pp. 105-144 (Random House, New York 1972).
- RAPOPORT, A.: Two-person game theory: the essential ideas. (University of Michigan Press, Ann Arbor 1966).
- REYNOLDS, V.: Roles and role change in monkey society: the consort relationship of rhesus monkeys. *Man* 5: 449-465 (1970).
- RICHTER, H.E.: Eltern, Kind und Neurose (Rowohlt, Reinbeck 1969).
- RISS, D. and GOODALL, J.: The recent rise to the alpha-rank in a population of free-living chimpanzees. *Folia primat.* 27: 134-151 (1977).
- ROWELL, T.E.: Hierarchy in the organization of a captive baboon group. *Anim. Behav.* 14: 430-443 (1966).
- ROWELL, T.E.: A quantitative comparison of the behavior of a wild and caged baboon group. *Anim. Behav.* 15: 499-509 (1967 a).
- ROWELL, T.E.: Variability in the social organization of primates. In MORRIS Primate ethology, pp. 219-235 (Aldine, Chicago 1967 b).
- ROWELL, T.E.: Reproductive cycles of two cercopithecus monkeys. *J. Reprod. Fert.* 22: 321-338 (1970).
- ROWELL, T.E.: Organization of caged groups of cercopithecus monkeys. *Anim. Behav.* 19: 625-645 (1971).
- ROWELL, T.E.: Social behaviour of monkeys (Penguin, Harmondsworth 1972).
- ROWELL, T.E.: Contrasting adult male roles in different species of nonhuman primates. *Arch. Sex. Behav.* 3: 143-149 (1974 a).

- ROWELL, T.E.: The concept of social dominance. *Behav. Biol.* 11: 131-154 (1974 b).
- ROWELL, T.E.: How would we know if social organization were not adaptive? In BERNSTEIN and SMITH *Primate ecology and human origins*, pp. 1-22 (Garland, New York 1979).
- RUDRAN, R.: Socioecology of the blue monkeys (*Cercopithecus mitis stuhlmanni*) of the Kibale forest, Uganda. *Smithsonian Contrib. Zool.* 249: 1-88 (1978).
- SARBIN, T.R.: Role theory. In LINDZEY *Handbook of social psychology*, vol.1, pp. 223-266 (Addison-Wesley, Cambridge, Mass. 1954).
- SIGG, H.: Contributions to the behavioral biology of hamadryas baboons: Differentiation of female positions in hamadryas one-male units. (Dissertation, Universität Zürich 1980).
- SIMON, A.: The architecture of complexity. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 106: 467-482 (1962).
- SINGH, S.G.: Urban monkeys. *Sci. Amer.* 221: 108-115 (1969).
- SLATER, P.E.: Role differentiation in small groups. *Am. Sociol. Rev.* 20: 88-102 (1955).
- SOUTHWICK, C.H., SIDDIQI, M.F., FAROOQUI, M.Y. and PAL, B.C.: Effects of artificial feeding on aggressive behaviour of rhesus monkeys in India. *Anim. Behav.* 24: 11-15 (1976).
- SPENCE, K.: Experimental studies of learning and the higher mental processes in infrahuman primates. *Psychol. Bull.* 34: 806- 850 (1937).
- SUGIYAMA, Y.: Social characteristics and socialization of wild chimpanzees. In POIRIER *Primate socialization*, pp. 145-163 (Random House, New York 1972).
- SUSSMAN, R.W.: Ecological distinctions in sympatric species of lemur. In MARTIN, DOYLE and WALKER *Prosimian biology*, pp. 75-108 (Duckworth, London 1974).
- SCHINDLER, R.: Grundprinzipien der Psychodynamik in der Gruppe. *Psyche* 11: 308-321 (1957).
- SCHLICHTE, H.-J.: Nahrungsverhalten von Diadenmeerkatzen im Nationalpark Kahuzi-Biega, Kivuhochland, Zaire. *Z. Säugetierk.* 40: 193-214 (1975).
- SCHNEIRLA, T.C.: An evolutionary and developmental theory of biphasic processes underlying approach and withdrawal. In JONES *Nebraska symposium on motivation*, p. 1-42 (University of Nebraska Press. Lincoln 1959).

- SCHOENER, T.W.: Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 369-404 (1971).
- STEPHENSON, G.R.: Cultural acquisition of a specific learned response among rhesus monkeys. In STARCK, SCHNEIDER und KUHN *Neue Ergebnisse der Primatologie*, 1st Congr. Int. Primat. Soc. Frankfurt 1966, pp. 279-288 (G. Fischer, Stuttgart 1967).
- STEPHENSON, G.R.: Biology of communication and population structure. In CARPENTER *Behavioral regulators of behavior in primates*, pp. 34-55 (Bucknell University Press, Lewisburg 1973).
- STOLBA, A.: Entscheidungsfindung in Verbänden von Papio hamadryas. (Dissertation, Universität Zürich 1979).
- STOLTZ, L.P. and SAAYMAN, G.S.: Ecology and behaviour of baboons in the Northern Transvaal. *Ann. Transvaal Mus.* 26: 99-143 (1970).
- STRAYER, F.F.: Learning and imitation as a function of social status in macaque monkeys (Macaca nemestrina). *Anim. Behav.* 24: 835-848 (1976).
- STRUHSAKER, T.T.: Phylogenetic implications of some vocalizations of *Cercopithecus* monkeys. In NAPIER and NAPIER *Old World monkeys*, pp. 365-444 (Academic Press, London 1970).
- STRUHSAKER, T.T.: Infanticide and social organization in the redtail monkey (*Cercopithecus ascanius schmidtii*) in the Kibale forest, Uganda. *Z. Tierpsychol.* 45: 75-84 (1977).
- STRUHSAKER, T.T.: Food habits of five monkey species in the Kibale forest, Uganda. In CHIVERS and HERBERT *Recent advances in primatology*, vol.1, pp. 225-248 (Academic Press, London 1978).
- STRUHSAKER, T.T. and GARTLAN, J.G.: Observations on the behaviour and ecology of the patas monkey (*Erythrocebus patas*) in the Waza reserve, Cameroon. *J. Zool., London* 161: 49-63 (1970).
- STRUHSAKER, T.T. and LELAND, L.: Socioecology of five sympatric monkey species in the Kibale Forest, Uganda. *Adv. Study Behav.* 9: 159-228 (1979).
- STRUM, S.C.: Primate predation: interim report on the development of a tradition in a troop of olive baboons. *Science* 187: 755-757 (1975 a).
- STRUM, S.C.: Baboon predation and human evolution. Talk at "Evolutionary biology of primates" symposium, May 9, 1975, UCLA (1975 b).
- TELEKI, G.: The predatory behavior of wild chimpanzees. (Bucknell University Press, Lewisburg 1973).

- TELEKI, G.: Primate subsistence patterns: collector-predators and gatherer-hunters. *J. hum. Evol.* 4: 125-184 (1975).
- THORPE, W.H.: Learning and instinct in animals (Methuen, London 1963).
- TILSON, R.L. and TENAZA, R.R.: Monogamy and duetting in an Old World monkey. *Nature*, London 263: 320-321 (1976).
- TRIVERS, R.L.: The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.* 46: 35-57 (1971).
- TRIVERS, R.L.: Parental investment and sexual selection. In CAMPBELL Sexual selection and the descent of man, 1871-1971, pp. 136-179 (Aldine, Chicago 1972).
- TRIVERS, R.L.: Parent-offspring conflict. *Amer. Zool.* 14: 249-264 (1974).
- TUTIN, C.E.G.: Exceptions to promiscuity in a feral chimpanzee community. Contemporary primatology, 5th Int. Congr. Primat. Nagoya, 1974, pp. 445-449 (Karger, Basel 1975).
- VANDERMEER, J.H.: Niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3: 107-132 (1972).
- VAN DER ZEE, D. and SKINNER, J.D.: Preliminary observations on Samango and vervet monkeys near Lake Sibayi. *S. Afr. J. Sci.* 73: 381-382 (1977).
- VANHOFF, I.A.R.A.M. and DEWAAL, F.: Aspects of an ethological analysis of polyadic agonistic interactions in a captive group of *Macaca fascicularis*. Contemporary primatology, 5th Int. Congr. Primat. Nagoya 1974, pp. 269-274 (Karger, Basel 1975).
- WATZLAWICK, P., BEAVIN, J.H. und JACKSON, D.D.: Menschliche Kommunikation. Formen, Störungen, Paradoxien. (Huber, Bern 1969).
- WATZLAWICK, P., WEAKLAND, J.H. und FISCH, R.: Lösungen. Zur Theorie und Praxis menschlichen Wandels (Huber, Bern 1974).
- WEISKRANTZ, L. and COWEY, A.: The aetiology of food reward in monkeys. *Anim Behav.* 11: 225-234 (1963).
- WEISS, P.A.: The living system: determinism stratified. In KOESTLER and SMYTHIES Beyond reductionism, pp. 3-55 (Beacon Press, Boston 1969).
- WICKLER, W. und SEIBT, U. Das Prinzip Eigennutz. Ursachen und Konsequenzen sozialen Verhaltens (Hoffmann und Campe, Hamburg 1977).

- WILLIAMS, G.C.: Adaptation and natural selection (Princeton University Press, Princeton, N.J. 1966).
- WILSON, E.O.: Competitive and aggressive behavior. In EISENBERG and DILLON Man and beast. Comparative social behavior, pp. 183-217 (Smithsonian Institution Press, Washington 1971).
- WILSON, E.O.: Sociobiology. The new synthesis (The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 1975).
- WRANGHAM, R.W.: Artificial feeding of chimpanzees and baboons in their natural habitat. *Anim. Behav.* 22: 83-93 (1974).
- WRANGHAM, R.W.: On the evolution of ape social systems. *Soc. Sci. Inf.* 18: 335-368 (1979).

CURRICULUM VITAE

Am 8. Februar 1946 wurde ich, Ulrich Werner Nagel, Bürger von Engishofen TG und Horgen ZH, in Solothurn geboren. Dort besuchte ich die Primarschule und die ersten Klassen des Gymnasiums. Im Frühling 1961 zog unsere Familie nach Küsnacht ZH um, so dass ich die weiteren Klassen des Gymnasiums bis zur Matura (Typus A, 1964) in Zürich besuchte.

Im Herbst 1964 immatrikulierte ich mich an der Philosophischen Fakultät I der Universität Zürich, wechselte jedoch nach einem Semester an die Philosophische Fakultät II, mit Hauptfach Zoologie. Im Sommer 1970 schloss ich meine Studien mit dem Diplom als Naturwissenschaftler ab. 1971/72 arbeitete ich als Halbassistent an der Abteilung für Ethologie und Wildforschung der Universität Zürich (Prof. Dr. H. Kummer). Anschliessend war ich, neben der Arbeit an meiner Dissertation unter Leitung von Prof. Dr. Hans Kummer, als Lehrbeauftragter am Oberseminar des Kantons Zürich beschäftigt. Seit 1977 bin ich Vollassistent am Zoologischen Institut der Universität Basel bei Prof. Dr. Rudolf Schenkel.

Im Laufe meiner Studien habe ich an den Vorlesungen und Uebungen folgender Dozenten der Universität Zürich teilgenommen:

Akert, Batschelet, Biegert, Bloesch, Burla, Chen, Diener, Dreiding, Eugster, v. Fischer, Graber, Hadorn, Haffter, Hampel, Henking, Hediger, Hoffmann-Novotny, Hunsperger, Jedlicka, Jungen-Hauschtek, Koller, Kuhn-Schnyder, Kummer, Kurt, Leuzinger, Ludwig, Markgraf, Maurer, E. Meyer, R. Meyer, Nöthiger, Plessner, Rast, Rich, Rieber, Rohweder, Rutishauser, Schlittler, Schmid, Schmidchen, Schobinger, Stadler, Stüssi, Tardent, Töndury, Turner, Ursprung, v. Uslar, Viscontini, Vogt, Wagner, Walter, Wanner, Wehner, F. Wehrli, Weissmann, Widmer, Woodtli, Ziswiler.

